SÉRIE C, N° 16
N° D'ORDRE : 33

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Roger FOLLIOT

Première thèse. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE DES CYNIPIDES GALLICOLES (HYMÉNOPTÈRES, CYNIPOÏDEA).

Deuxième thèse. — ETUDE D'UN CAS DE FREE-MARTINISME.

Soutenues le 23 mai 1964 devant la Commission d'examen.

M. le Professeur R. A. POISSON. *Président.*
Faculté des Sciences, Rennes.
Membre correspondant de l'Institut.

M. le Professeur P. L. MAILLET.
Faculté des Sciences, Rennes.
M. le Professeur G. RICHARD.
Faculté des Sciences, Rennes.
Examinateurs.

PARIS
MASSON & C^ie^, ÉDITEURS
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120
1964

Série C, n° 16
N° d'ordre : 33

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Roger FOLLIOT

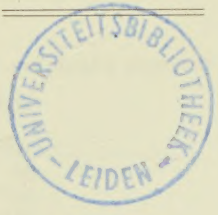
Première thèse. — Contribution a l'étude de la biologie des Cynipides gallicoles (Hyménoptères, Cynipoïdea).

Deuxième thèse. — Etude d'un cas de free-martinisme.

Soutenues le 23 mai 1964 devant la Commission d'examen.

M. le Professeur R. A. POISSON. — *Président.*
Faculté des Sciences, Rennes.
Membre correspondant de l'Institut.

M. le Professeur P. L. MAILLET.
Faculté des Sciences, Rennes.
M. le Professeur G. RICHARD.
Faculté des Sciences, Rennes.
— *Examinateurs.*



PARIS
MASSON & Cie, ÉDITEURS
120, Boulevard Saint-Germain, 120
1964

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES

Doyen.

M. Boclé.

Assesseurs.

MM. Villeret, M. Maillet.

Doyens honoraires.

MM. Bouzat, Milon, Tréhin, Schmitt, Le Moal, Martin.

Professeurs honoraires.

MM. Antoine, Bouzat, Conduché, Freymann, Rohmer, Tréhin.

Maîtres de conférences honoraires.

MM. Menez, Grillet.

Professeurs.

Sciences mathématiques.

M^lle Charpentier M.
M. Martin Yves.
M^lle Libermann P.
MM. Guéridon J.
Guérindon J.
M. Boclé J.
M^lle Delavault H.
MM. Benzecri J.-P.
Riguet J.

Sciences physiques.

MM. Vacher M.
Vigneron L.
Le Bot Jean.
Monod-Herzen G.
Robin S.
Le Montagner S.
MM. Mevel Jean-Yves.
Meinnel J.
M^me Robin-Salomond S.
M. Johannin P.
M^me Johannin-Gilles A.
M. Suzor.

Sciences chimiques.

MM. Salmon-Legagneur F.
Vène Jean.
Levas E.
Peltier D.
MM. Vallet P.
Prigent J.
Foucaud A.
Lang Jean.

Biologie animale.

MM. Poisson R.
Richard G.
Maillet P.

MM. Boistel J.
Allegret P.

Biologie végétale.

MM. Hagène P.
Nicollon des Abbayes H.
Villeret S.

Mlle Goas Marie.
M. Claustres G.

Sciences de la terre.

M. Milon Y.
Mlle Renaud Alzine.

Mlle Durand S.
M. Philippot A.

Maîtres de conférences et chargés de cours.

Sciences mathématiques.

M. Métivier M.
Mme Benzecri-Leroy Fr.
M. Querré J.

MM. Benabou J.
Giorgiutti Italo.
Le Goff Amédée.

Sciences physiques.

MM. Brun P.
Galatry L.
Génin R.

Mme Génin-Gaucher J.
MM. Regenstreif E.
Picard E.

Sciences chimiques.

MM. Kerfanto M.
Carrié Robert.
Guérillot Cl.
Teste J.

MM. Saumagne P.
Weigel.
Dabard.

Biologie animale.

M. Razet Pierre.

M. Folliot Roger.

Biologie végétale.

Mme Moreau.

Le Conseiller administratif des Services universitaires : M. Bourdiguel Robert.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544722_0038

AVANT-PROPOS

Le sujet des recherches qui font l'objet de ce mémoire est, avec peu de différence, celui de la deuxième question de mon Diplôme d'Etudes Supérieures, donnée par M. le P[r] Robert Lévy. Aussi est-il tout naturel que je tienne à évoquer maintenant, avec reconnaissance, la mémoire de ce Maître qui m'a fait bénéficier de sa science et de sa grande bonté.

Plus tard, M. le P[r] Maillet m'a proposé la Biologie des Cynipides comme sujet de thèse. Au laboratoire de Biologie Générale qu'il a fondé à Rennes, j'ai travaillé à ses côtés dans un climat d'exceptionnelle confiance et toujours reçu de lui les encouragements et les conseils les plus précieux. Je le prie de trouver ici l'expression de ma profonde gratitude.

M. le P[r] Poisson m'a fait profiter de sa vaste expérience en Systématique et m'a fourni, avec bienveillance, les lectures les plus utiles. Je l'en remercie très vivement, ainsi que de l'honneur qu'il m'a fait en acceptant de transmettre mes notes préliminaires, puis de présider le Jury chargé d'examiner cette thèse.

M. le P[r] Grassé m'a également fait l'honneur de présenter ma première note à l'Académie des Sciences, puis d'accepter d'examiner cette thèse et de la publier dans les *Annales des Sciences Naturelles*. Je le prie de bien vouloir accepter ma respectueuse gratitude.

J'ai toujours trouvé, auprès de M. le P[r] Richard, le meilleur accueil et les encouragements les plus vifs. De plus, j'ai tiré grand profit des conseils qu'il m'a fournis, en particulier dans le domaine éthologique. Qu'il veuille bien agréer l'expression de ma reconnaissance.

M. le P[r] Nicollon des Abbayes m'a offert avec la plus grande bienveillance de procéder aux plantations, nécessaires à l'accomplissement de mes recherches, dans le jardin de l'Institut de Botanique Appliquée. Il m'est très agréable de l'en remercier vivement, ainsi que des renseignements d'ordre botanique qu'il m'a prodigués. Que M. le P[r] Claustres et M. Lenoir, Chef de travaux, qui m'ont aussi fourni si souvent des informations du même ordre, soient également remerciés.

Je tiens à offrir l'expression de ma reconnaissance à M. Barbotin, Ingénieur du Service de la Protection des Végétaux, pour l'aide considérable qu'il m'a fournie en me faisant bénéficier de sa connaissance de la faune des Cynipides.

M. J. Zahradnik, de l'Université du 17-Novembre, à Prague, m'a procuré sans lassitude de nombreux spécimens. J'ai plaisir à lui offrir ici mes remerciements affectueux.

M^lle^ KELNER-PILLAULT, du Muséum d'Histoire Naturelle, a facilité m tâche en m'offrant l'accès le plus large à ses collections. Je l'en remerci très sincèrement.

Je ne saurais non plus trop remercier les membres du Laboratoir de Biologie Générale, qui tous m'ont aidé à réaliser ce travail, et tou particulièrement M. B. MORILLE, aide-technique dont l'ingéniosité e le dévouement furent irremplaçables.

Enfin, que tous mes collègues de la Faculté des Sciences de Rennes qui m'ont aidé de leurs suggestions, veuillent bien trouver ici l'expres sion de mes remerciements amicaux.

Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris.
12e Série, Tome **VI**, pp. 407-564.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE DES CYNIPIDES GALLICOLES (HYMÉNOPTÈRES, CYNIPOIDEA)

Par Roger **FOLLIOT.**

SOMMAIRE

INTRODUCTION 409

I. — POSITION SYSTÉMATIQUE 409

II. — HISTORIQUE DE L'ÉTUDE DES CYNIPIDES GALLICOLES 409

III. — CONCEPTION ACTUELLE DU GROUPE DES CYNIPIDES GALLICOLES 411

IV. — DÉFINITION DU DOMAINE, DES BUTS ET DES MOYENS DE NOS RECHERCHES. 414

1° Inventaire faunistique régional 414

2° Problèmes biologiques posés par les Cynipides gallicoles 417

3° Méthodes générales de travail 418

CHAPITRE PREMIER. — ***Les modalités de la reproduction des* Aulacini** 419

I. — LES ESPÈCES BISEXUÉES 419

A. — *Le rapport des sexes* 420

B. — *La parthénogenèse* 421

1° Chez *Aglax minor* Hartig 421

2° Chez *Xestophanes brevitarsis* (Thomson) 422

3° Chez *Aulacidea hieracii* (Bouché) 423

4° Chez *Diastrophus rubi* (Bouché) 424

C. — *Valeur génétique des mâles d'origine parthénogénétique* 426

D. — *Importance naturelle de la ponte des femelles non fécondées* .. 427

E. — *Conclusion* 427

II. — LES ESPÈCES UNISEXUÉES 428

III. — LE DÉDOUBLEMENT DU CYCLE ANNUEL DE REPRODUCTION 428

A. — *Dans l'espèce* Xestophanes potentillae *(Retzius)* 429

B. — *Dans l'espèce* Xestophanes brevitarsis *(Thomson)* 435

C. — *Dans l'espèce* Aulacidea pilosellae *(Kieffer)* 436

CONCLUSION. — LES QUATRE TYPES DE CYCLES ANNUELS DE REPRODUCTION DES *Aulacini* 438

Chapitre II. — ***Révision ou démonstration de quelques cas d'hétérogonie*** 439

I. — L'hétérogonie de *Neuroterus aprilinus* (Giraud) 439

II. — L'hétérogonie d'*Andricus urnaeformis* (B. de Fonscolombe) 443

III. — La forme alternante sexuée de *Cynips agama* Hartig 445

IV. — La forme alternante sexuée d'*Andricus giraudianus* Dalla Torre et Kieffer 450

V. — Un nouveau cas d'hétérogonie 458

VI. — Le problème de la forme sexuée d'*Andricus sieboldi* (Hartig) 463

Chapitre III. — ***Les modalités de la reproduction des Cynipides hétérogoniques*** 472

Introduction 472

I. — Les modes de répartition des sexes 472

A. — *Chez* Pediaspis aceris *(Gmelin)* 474

B. — *Chez* Biorizha pallida *(Olivier)* 479

C. — *Chez* Andricus quercusradicis *(Fabricius)* 489

D. — *Chez* Andricus kollari *(Hartig)* 491

II. — Le rapport numérique des sexes dans la génération bisexuée 494

III. — L'aptitude a la parthénogenèse des femelles de la génération bisexuée 495

IV. — Contribution a l'étude du problème de la détermination du sexe chez les Cynipides hétérogoniques spécialisés 496

Conclusion 501

Chapitre IV. — ***La parthénogenèse indéfinie chez les Cynipides du chêne*** ... 503

Introduction 503

I. — Le cas d'*Andricus albopunctatus* (Schlechtendal) 503

II. — Le cas d'*Andricus quadrilineatus* Hartig 511

III. — Le cas des espèces hétéroïques du genre *Andricus* Hartig 520

Conclusion 523

Chapitre V. — ***La variation chez les Cynipides gallicoles*** 524

Introduction 524

I. — Les Races cécidologiques de *Xestophanes potentillae* 525

II. — La variation morphologique chez *Andricus kollari* : l'hybridation. 532

Conclusions générales 550

Résumé 554

Summary 557

Bibliographie 559

Légendes des planches hors texte 563

INTRODUCTION

I. — POSITION SYSTÉMATIQUE

Les Hyménoptères Apocrites Térébrants comprennent quatre grandes super-familles d'insectes, pour la plupart parasites zoophages :

— les *Cynipoidea;*
— les *Ichneumonoidea;*
— les *Chalcidoidea;*
— les *Serphoidea.*

La *super-famille* des *Cynipoidea* est elle-même subdivisée en quatre familles, dont la *famille* des *Cynipidæ*. Enfin, celle-ci se compose à son tour de quatre *sous-familles,* parmi lesquelles se trouve celle des *Cynipinæ.*

A côté de ses voisines qui regroupent des parasites, la sous-famille des *Cynipinæ* occupe une situation biologiquement très originale par le fait que ses représentants sont presque tous phytophages et cécidogènes : ce sont les *Cynipides gallicoles.* Leurs galles sont même les plus compliquées et, parfois, les plus spectaculaires des Zoocécidies.

II. — HISTORIQUE DE L'ÉTUDE DES CYNIPIDES GALLICOLES

Ce sont les galles elles-mêmes qui, historiquement, attirèrent d'abord l'attention des observateurs, la présence d'insectes, en leur sein, étant diversement interprétée au cours des âges.

C'est à Malpighi (1675, *De Gallis*) que revient le mérite d'avoir compris la relation de cause à effet, établie entre le « moucheron » et sa galle. Après lui, de nombreux savants poursuivirent l'*inventaire des galles et des insectes* qui les produisent. En dehors de Linné lui-même, citons Réaumur, Olivier, Latreille, Bosc, d'Anthoine, Boyer de Fonscolombe en France, Westwood en Angleterre, Bouché en Allemagne, etc. Une contribution très importante de cette sorte fut encore apportée par Giraud (1859).

Au milieu du XIX[e] siècle, la classification zoologique rationnelle des Cynipides prit alors nettement forme, en particulier dans les travaux fondamentaux de Hartig (1840, 1841, 1843) et, plus tard, ceux de Mayr (1870-1871, 1876, 1881, 1882).

Les recherches concernant les Cynipides gallicoles s'effectuèrent ensuite dans deux directions. D'une part, avec Lacaze-Duthiers (1853), Beijerinck (1883), Fockeu (1889) et Houard (1903), *l'histologie et le développement des galles* furent systématiquement étudiés. De même fut abordé le problème du mécanisme intime de la *cécidogenèse,* problème qui suscite d'ailleurs encore de nos jours des travaux

toujours plus approfondis. D'autre part, le mode de reproduction des Cynipides provoqua un grand nombre de recherches, surtout après la découverte de l'existence de l'*hétérogonie* (ou alternance de deux générations, l'une sexuée, l'autre parthénogénétique) dans le cycle de développement de certaines espèces.

La notion d'alternance de générations chez les animaux n'a pas été découverte chez les Cynipides, puisque c'est le cas des Salpes (Tuniciers) qui a permis à Chamisso de la formuler au début du XIX^e^ siècle. Par la suite, de nombreux groupes d'animaux ont révélé divers cas d'alternance de formes différentes ou de polymorphismes. Cependant, l'alternance obligatoire de deux formes *adultes*, pratiquant chacune une reproduction de type sexué, mais morphologiquement tout à fait distinctes l'une de l'autre, est restée un attribut assez caractéristique du groupe des Cynipides gallicoles. Cette singularité biologique, s'ajoutant à l'intérêt scientifique et économique des cécidies, explique le redoublement d'attention dont fut alors l'objet ce groupe d'insectes. C'est aux américains Bassett (1873) et Riley (1873) que revint le mérite d'avoir mis en évidence l'alternance d'une génération bisexuée et d'une génération parthénogénétique dite « agame », pour une espèce de Cynipide gallicole de leur pays.

Indépendamment, et presque en même temps, en Allemagne, Adler (1877) démontrait expérimentalement la réalité de ce phénomène dans le genre *Neuroterus* Hartig et, peu après (1881), dans plusieurs autres genres. Par cette série inégalée d'expériences, Adler prouva l'hétérogonie de 17 espèces, tandis que, parallèlement, Beijerinck, Mayr, Kieffer et quelques autres l'établissaient dans une dizaine de cas supplémentaires de la faune européenne.

Le groupe des Cynipides gallicoles et les groupes voisins de Cynipides parasites étaient suffisamment bien connus, au début de notre siècle, pour que fussent publiés, successivement, l'importante *Monographie des Cynipides d'Europe et d'Algérie* de J. J. Kieffer (1897-1901) et le volume du *Tierreich* consacré aux *Cynipidae* (c'est-à-dire les *Cynipoidea* actuels) par von Dalla Torre et Kieffer (1910). Ces deux Sommes sont restées, avec les livres de Houard (1908) sur *Les Zoocécidies des Plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée*, les ouvrages de base dont l'utilisation est indispensable au zoologiste s'intéressant aux Cynipides.

C'est peu après que Doncaster (1910, 1911, 1916), cherchant en cytologiste à expliquer l'hérédité du sexe en général et prenant un cynipide comme objet de travail, réalisa la première étude expérimentale et cytologique détaillée de la *transmission du sexe* dans ce groupe.

Durant le dernier demi-siècle, l'inventaire zoologique des cynipides se poursuivit et s'étendit à tous les continents. Mais c'est surtout en Amérique que des travaux généraux leur furent consacrés. Ainsi, Kinsey (1919, 1920, 1923, 1929, 1936) s'est efforcé principalement de dégager *les axes de phylogenèse* du groupe en utilisant même les données paléontologiques. Weld (1952) a publié un ouvrage de mise au point : *Cynipoidea*, destiné à compléter le volume du *Tierreich*, qui s'ajoute aux ouvrages mentionnés au paragraphe précédent avec le même caractère de nécessité.

En Europe, par contre, durant cette même période, les travaux consacrés aux cynipides gallicoles furent relativement moins nombreux que durant la période précédente. Des espèces nouvelles furent certes découvertes et de nouveaux cas d'hétérogonie mis en évidence. Un grand nombre d'observations minutieuses ont été consignées par Niblett, en Angleterre, dans de très nombreuses publications dont plusieurs seront citées au cours de notre travail. Une monographie des *Cynipinae* de la faune de Roumanie a été réalisée par Ionescu (1957). Enfin, une très importante révision de la Systématique de la faune d'Angleterre vient d'être publiée par Eady et Quinlan (1963) : *Cynipoidea*. Mais si l'on excepte la contribution de Roth (1949), consacrée plus particulièrement à la physiologie larvaire, aucun travail expérimental d'ensemble sur la Biologie des Cynipides gallicoles n'a été publié en Europe occidentale durant ce dernier demi-siècle.

III. — CONCEPTION ACTUELLE DU GROUPE DES CYNIPIDES GALLICOLES

Les éléments d'une vue d'ensemble de ce groupe biologique se dégagent des perspectives suivantes :

— Morphologie comparée et taxonomie des insectes.
— Répartition en fonction des plantes-hôtes.
— Structure comparée des galles produites.
— Modes de reproduction.

Nous empruntons à Kieffer, Kinsey (1920 *b*) et Weld, la plupart des considérations suivantes, basées sur l'étude des Cynipides gallicoles européens et américains qui sont les mieux connus.

1° Morphologie comparée des diverses espèces.

Les Cynipides gallicoles constituent un groupe très homogène du point de vue de la morphologie externe des insectes. C'est même la galle qui constitue presque toujours le moyen le plus rapide et parfois le seul d'identifier un insecte. (*Determination of captured specimens is difficult and in some genera is not possible.* Weld, 1952.)

Cependant, les caractères de la nervation alaire, de l'épine ventrale du 5e sternite, du 2e tergite abdominal et des griffes du tarse ont amené la constitution, à l'intérieur de la sous-famille, de groupes taxonomiques, nommés ainsi qu'il suit, selon Kinsey (1920 *b*) :

Aulacini (= « Aylax-group » Weld, 1952) dans lequel le genre *Diastrophus* Hartig montre certains caractères spécialisés.

Rhoditini, comprenant les espèces du genre *Diplolepis* Geoffroy (= *Rhodites* Hartig).

Cynipini, dans lequel le genre *Neuroterus* s'isole par certains caractères proches de ceux des *Aulacini*.

2° Répartition en fonction des plantes-hôtes.

Toujours d'après Kinsey, elle est la suivante :

— 7 % des espèces sont gallicoles sur des plantes appartenant à plusieurs familles botaniques, notamment des Rosacées, des Composées, des Labiées.

Ces espèces correspondent aux *Aulacini*. Certaines sont polyphages, tel *Aulacidea hieracii* (Bouché) dont on peut trouver la galle sur plusieurs espèces végétales du genre *Hieracium* Tourn. Par contre, un

tiers environ des *Aulacini*, appartenant en majorité au genre *Diastrophus*, sont confinés à quatre Rosacées et en particulier au genre *Rubus* L.

— 7 % des espèces se trouvent sur des plantes du genre *Rosa* Tourn; elles correspondent aux *Rhoditini*.

— 86 % des espèces ont un chêne pour hôte. Ce sont les « Cynipides du chêne », qui correspondent aux « *Cynipini* » de Kinsey.

3° *La structure comparée des galles.*

De ce point de vue, Kinsey a tenté une classification, amenant aux résultats suivants :

— les galles sont agglomérées ou pluriloculaires, indistinctes ou inséparables des tissus de la plante-hôte dans la plupart des espèces des *Aulacini;*

— les galles sont le plus souvent uniloculaires, distinctes et nettement séparables des tissus de la plante-hôte, dans plusieurs genres de Cynipides du chêne;

— les galles du genre *Diastrophus (Aulacini)* et des *Rhoditini* montrent un mélange variable des caractères des deux groupes ci-dessus.

4° *Les modes de reproduction.*

Les Cynipides gallicoles effectuent leur reproduction selon quatre modalités principales, bien définies depuis Adler (1881).

a) La génération bisexuée. — Elle caractérise la plupart des *Aulacini*, à raison d'une génération annuelle. Cependant, les mâles sont peu nombreux dans certaines espèces du genre *Diastrophus* en particulier, qui sont considérées comme un cas intermédiaire amenant à la parthénogenèse thélytoque.

b) La parthénogenèse thélytoque. — Elle est la règle pour la génération annuelle de certains *Aulacini* et de la plupart des *Rhoditini* chez qui les mâles sont rares, rarissimes ou inconnus.

c) L'hétérogonie. — L'alternance d'une génération bisexuée et d'une génération agame est pratiquée par la plupart des Cynipides du Chêne dont on a étudié le cycle de développement, et aussi par l'espèce *Pediaspis aceris* (Gmelin) (de l'Erable) qui fait taxonomiquement partie des *Aulacini*. En gros, la génération sexuée est estivale et la génération agame hivernale. Le cycle s'étend parfois sur deux ans, par allongement de la phase de développement de la génération agame. Dans certains cas, l'hétérogonie se double d'une *hétéroœcie*, c'est-à-

dire que les deux générations d'une même espèce (dite hétéroïque) fondent des galles sur deux espèces de chênes différentes. On a considéré l'hétérogonie comme dérivant de la transformation d'un cycle comportant deux générations sexuées successives, bien qu'aucun cycle de ce type ne soit connu. Une grande dissemblance morphologique peut se constater entre insectes et galles des formes sexuée et agame dans la plupart des cas, sauf dans le genre *Neuroterus* où les insectes des deux formes sont relativement voisins (bien qu'ayant été longtemps rangés dans des genres différents). La seule étude approfondie d'un cycle a été faite, comme nous l'avons déjà signalé, par Doncaster, sur *Neuroterus quercusbaccarum* (L.). Elle a révélé une grande complexité. Des observations partielles sur quelques espèces américaines, et en Europe sur *Biorhiza pallida* (Olivier), semblent indiquer l'existence de cycles moins complexes, mais l'étude expérimentale et détaillée n'en a pas été entreprise ou réussie.

d) ***L'agamie indéfinie.*** — Quelques espèces de Cynipides du chêne sont considérées comme réduites à leur forme agame se reproduisant indéfiniment. Il s'agit en Europe des espèces suivantes : *Andricus seminationis* (Giraud), *A. quadrilineatus* Hartig, *A. marginalis* (Schlechtendal), *A. albopunctatus* (Schlechtendal).

La même aptitude a été attribuée, par quelques auteurs, à certaines autres formes agames d'espèces hétéroïques du genre *Andricus*, dont les formes alternantes sexuées sont considérées comme n'étant pas obligatoires, au moins dans certaines limites géographiques.

En résumé, l'ensemble des faits ci-dessus concourt d'une façon satisfaisante à la conception suivante, bien formulée par Kinsey, du groupe des Cynipides gallicoles :

1° Les *Aulacini* rassemblent des espèces « *primitives* », le plus souvent bisexuées, se reproduisant selon un *cycle annuel simple* et parasitant diverses espèces de plantes herbacées. Le genre *Diastrophus* représente une émission semi-spécialisée de cet ensemble.

2° Les *Rhoditini*, qui comprennent des espèces presque toujours réduites à des *femelles thélytoques*, inféodées au genre *Rosa*, constituent une émission nettement *spécialisée* de l'ensemble précédent.

3° Enfin, les « *Cynipini* », adaptés aux diverses espèces de chênes, *en général hétérogoniques*, plus rarement agames permanents, sont les *plus évolués* du groupe.

Remarque. — Représentants de la sous-famille des *Cynipinae*, les Cynipides gallicoles n'en constituent pas la totalité. En effet, cette sous-famille comprend aussi quelques espèces très voisines morphologiquement des gallicoles, mais biologiquement très différentes, puisqu'elles se reproduisent en pondant dans les galles des espèces cécidogènes. Ces insectes sont traditionnellement appelés « *commensaux* » (d'une façon d'ailleurs assez impropre, car leur présence dans une galle entraîne le plus souvent la mort du propriétaire légitime). Ces espèces sont groupées, en Europe, dans les quatre genres *Periclistus* Foerster, *Ceroptres* Hartig,

Synergus Hartig et *Saphonecrus* D. T. et K. Les commensaux ne doivent pas être confondus, à leur sortie des galles, avec les fondateurs réels. Ce risque n'existe heureusement pas du tout, pour les très nombreuses espèces appartenant aux autres familles d'Hyménoptères Térébrants qui parasitent les galles : Chalcidiens surtout et Ichneumonides, dont la Biologie est en voie d'étude (Askew, 1961).

IV. — DÉFINITION DU DOMAINE, DES BUTS ET DES MOYENS DE NOS RECHERCHES

1° Inventaire faunistique régional.

Nous avons effectué nos recherches simultanément :

a) En Bretagne, à Rennes et surtout à Dinard.

b) Dans la région de La Rochelle qui, à une faible distance au Sud, nous a permis d'étudier la faune du Chêne pubescent et de l'Erable de Montpellier.

Occasionnellement, des spécimens provenant d'autres régions de France ou d'Europe nous ont été nécessaires. Mais de toute façon, nos recherches ont été réalisées sur des espèces choisies dans la faune des deux régions ci-dessus.

L'inventaire des Cynipides gallicoles de la Bretagne a été effectué par Barbotin (1941, 1954 et additions *in litteris*) et nous l'incluons dans la liste ci-dessous. Nous y ajoutons nos propres observations en ce qui concerne la faune de la région rochelaise (à l'exclusion de quelques espèces du *Quercus ilex* L., représentatives de la faune méditerranéenne et non caractéristiques de la faune de l'Europe de l'Ouest). Nous adoptons, dans les tableaux ci-dessous, les combinaisons nouvelles de Eady et Quinlan (1963).

Composition faunistique du groupe des Cynipides gallicoles dans l'Ouest de la France.

I. — Aulacini

Espèces	Plantes-hôtes
Phanacis hypochoeridis (Kieffer)	*Hypochoeris radicata* L.
Phanacis lampsanae (Perris	*Lampsana communis* L.
Aulacidea hieracii (Bouche)	*Hieracium umbellatum* L.
Aulacidea pilosellæ (Kieffer)	*Hieracium pillosella* L.
Aulacidea subterminalis Niblett	*Hieracium pilosella* L.
Aylax minor Hartig	*Papaver rhoeas* L.
Liposthenus latreillei (Kieffer)	*Glechoma hederaceum* L.
Xestophanes potentillae (Retzius)	*Potentilla reptans* L.
Xestophanes brevitarsis (Thomson)	*Potentilla tormentilla* (L.).
Diastrophus rubi (Bouche)	*Rubus fruticosus* L. sensu lato
Pediaspis aceris (Gmelin) (f. s.)	*Acer monspessulanum* L.
Pediaspis sorbi (Tischbein) (f. a.)	

II. — Rhoditini

Espèces	Plantes-hôtes
** *Diplolepis rosae* (Linné)	*Rosa canina* L.
Diplolepis mayri (Schlechtendal)	*Rosa tomentosa* SM.
** *Diplolepis kiefferi* (Loiselle)	*Rosa canina* L.
Diplolepis spinosissimae (Giraud)	*Rosa pimpinellifolia* L., var. *spinosissima* (L.) Lloyd et Fouc.
Diplolepis centifoliae (Hartig)	

III. — Cynipides du chêne

Neuroterus

Formes sexuées	Formes agames
** *quercusbaccarum* (Linné)	*lenticularis* (Olivier).
** *vesicator* (Schlechtendal)	*numismalis* (Geoffroy).
** *albipes* (Schenk)	*laeviusculus* Schenk.
** *aprilinus* (Giraud)	*schlechtendali* Mayr.

Cynips

taschenbergi (Schlechtendal)	*quercusfolii* Linné.
** *substituta* Kinsey	*longiventris* Hartig.
** *verrucosa* (Schlechtendal)	*divisa* Hartig.
** *indistincta* Niblett	*disticha* Hartig.
?	*agama* Hartig.

Andricus

** *furunculus* (Beijerinck)	*ostreus* (Hartig).
** *curvator* Hartig	*collaris* (Hartig).
** *inflator* Hartig	*globuli* (Hartig).
* *sufflator* Mayr	*urnaeformis* (B. de Fonscolombe).
** *pilosus* Adler	*fecundator* (Hartig).
nudus Adler	*malpighii* (Adler).
**	*quadrilineatus* Hartig.
	marginalis (Schlechtendal).
**	*albopunctatus* (Schlechtendal).
cirratus Adler	*callidoma* (Hartig).
* ?	*giraudianus* D. T. et Kieffer.
quercusramuli (Linné)	*autumnalis* (Hartig).
xanthopsis Schlechtendal	*glandulae* (Schenk).
cerri Beijerinck	*quercuscalicis* (Burgsdorf).
** *gemmatus* Adler	*quercuscorticis* (Linné).
** *testaceipes* Hartig	*sieboldi* (Hartig).
** *trilineatus* Hartig	*quercusradicis* (Fabricius).
** *occultus* Tschek	*solitarius* (B. de Fonscolombe)
** *circulans* Mayr	*kollari* (Hartig).
vanheurni Docters van L. et D.-M.	*lignicolus* (Hartig).

Trigonaspis

** *megaptera* (Panzer)	*renum* (Hartig).
megapteropsis Wriese	*synapsis* Hartig.

	Formes sexuées	Formes agames
Biorhiza		
**	*pallida* (Olivier)	*aptera* (Fabricius).
	Callirhytis	*glandium* (Giraud).

Les galles des Cynipides du chêne sont trouvées, selon les espèces, sur *Quercus pedunculata* Ehrh. (en Bretagne et à La Rochelle), *Quercus sessiliflorae* Salisb. (en Bretagne), *Quercus pubescens* Willd. (à La Rochelle) et *Quercus cerris* L. (en Bretagne et à la Rochelle).

** Ces espèces sont communes à la Bretagne et à la région rochelaise.
* Ces espèces ne sont observées que dans la région rochelaise.
Les autres espèces sont observées en Bretagne et pas dans la région rochelaise.

Les 48 espèces mentionnées dans le tableau ci-dessus offrent une représentation assez caractéristique de la faune des cynipides gallicoles de l'Europe occidentale (France non méditerranéenne, Angleterre, Belgique et Pays-Bas, Allemagne du Nord-Ouest). L'ensemble de cette faune compte en effet une soixantaine d'espèces. En ce qui concerne plus spécialement les cynipides du chêne, 26 espèces, hétérogoniques ou agames permanentes, sont représentées sur la trentaine recensée dans l'Europe entière.

Remarque sur la nomenclature des espèces hétérogoniques. — Chacune de ces espèces est représentée par deux formes adultes (le mot « forme » n'est certainement pas parfaitement correct ici, où le mot « phase » serait préférable, mais il est consacré par un usage général). En Europe au moins, chacune de ces formes a reçu une appellation spécifique (et souvent même générique) particulière. Sous l'influence des considérations théoriques d'Adler (1881), l'habitude prévalut de retenir pour nom générique commun, le nom de genre de la forme agame. (Ceci explique la fréquence des combinaisons taxonomiques nouvelles dans le tableau précédent.) Ensuite, Dalla Torre et Kieffer (1910) ne conservèrent qu'un nom spécifique unique pour les deux formes alternantes : le nom chronologiquement prioritaire (donc, celui de la forme sexuée *ou* celui de la forme agame selon les cas). Après la tentative d'appellation trinominale de Kinsey (1920 *a*) non suivie parce qu'effectivement critiquable dans sa présentation, les auteurs américains contemporains ont proposé la règle suivante. Cette règle, qui revient à celle de Dalla Torre et Kieffer, vise la simplicité d'une façon excessive à notre avis. Elle consiste à désigner chacune des formes par le binôme spécifique suivi de la mention « forme agame » (ou f. a.) ou forme sexuée (ou f. s.), et à abandonner l'un des deux noms de forme. Ainsi par exemple : *Cynips quercusbaccarum* Linné, qui est une forme sexuée, et *Diplolepis lenticularis* Olivier (= *Neuroterus malpighii* Hartig), qui est une forme agame, devraient être maintenant désignées respectivement par les appellations suivantes : *Neuroterus quercusbaccarum* (L.) (f. s.) et *Neuroterus quercusbaccarum* (L.) (f. a.).

Nous sommes obligés de constater que, pour la forme agame, l'appellation serait insuffisante, car elle ne fournit pas de renseignements sur l'auteur l'ayant décrite (mais mentionne un auteur qui ne l'a pas citée). Nous devrons donc apporter cette précision et, en accord avec Eady et Quinlan, désigner ainsi la forme agame de notre exemple : *Neuroterus quercusbaccarum* (L.) (f. a.) (= *lenticularis* Olivier).

La conservation des noms de forme distincts s'avère ainsi non pas un acte de traditionalisme, mais une nécessité pratique. Ce mode de désignation « officiel » est cependant assez lourd, et nous utiliserons souvent très simplement les noms de forme respectifs. D'ailleurs, on est absolument obligé d'utiliser ces noms dans tous les cas où l'hétérogonie est inconnue ou simplement discutée. De plus, en Europe, toutes les formes ayant été dotées d'une appellation particulière, y compris les plus récemment découvertes (Niblett, 1948; Docters van Leeuwten, 1958), nous nous conformerons à cet usage en attribuant une désignation taxonomique aux formes que nous avons mises en évidence nous-mêmes.

2° Problèmes biologiques posés par le groupe des Cynipides gallicoles.

La considération du tableau faunistique ci-dessus d'une part et, d'autre part, l'examen critique de la conception actuelle du groupe exposée précédemment soulèvent un certain nombre de problèmes dont plusieurs ont été déjà nettement formulés par Vandel (1931).

1° Quelles sont les modalités exactes de la *Reproduction des Aulacini* ? En particulier, quelles sont réellement la nature et l'importance de la parthénogenèse dans les espèces bisexuées, et plus spécialement dans le cas des espèces supposées avoir acquis la parthénogenèse thélytoque ? Enfin, existe-t-il des faits favorables à l'hypothèse selon laquelle l'hétérogonie dériverait d'un cycle de développement à deux générations sexuées successives ? Ces problèmes font l'objet de notre premier chapitre.

2° Quelques espèces hétérogoniques ne sont encore connues que par l'une seulement de leurs deux formes. Dans d'autres cas, deux formes sont supposées liées spécifiquement sans certitude d'ordre expérimental. De plus, la définition de certaines formes réputées connues nous est, à nous-mêmes, apparue douteuse à l'expérience. Ces problèmes de *Systématique expérimentale* sont étudiés au cours du chapitre II.

3° Quelles sont les diverses modalités de la *Reproduction des espèces hétérogoniques* (y compris *Pediaspis aceris*) en dehors du seul cas bien connu de *Neuroterus quercusbaccarum* ? La compréhension du problème de la détermination du sexe dans les espèces de ce dernier type peut-elle être améliorée ? La parthénogenèse est-elle possible dans

la forme bisexuée des espèces hétérogoniques ? L'examen de ces questions occupe notre chapitre III.

4° Quelle est l'importance réelle et, éventuellement, l'origine de la *parthénogenèse indéfinie* des Cynipides du chêne réputés réduits à la forme agame ? Ce problème est traité au chapitre IV.

5° Enfin, avant de présenter une nouvelle vue d'ensemble des voies de l'évolution à l'intérieur de ce groupe, nous essaierons d'analyser certains des moyens par lesquels celle-ci se réalise. Les Cynipides gallicoles étant essentiellement caractérisés par leurs diverses aptitudes cécidogènes spécifiques, nous étudierons le mécanisme de la *variation* au niveau de la *galle*, expression morphologique des propriétés physiologiques de l'animal. L'examen de deux exemples constitue notre chapitre V.

3° *Méthodes générales de travail.*

Pour chacune des espèces envisagées, l'observation du développement de la galle et des divers aspects du comportement des insectes est une nécessité préalable évidente. L'expérimentation proprement dite requiert, ordinairement, des dispositifs matériels extrêmement simples. Pour les Cynipides hétérogoniques en général (excepté les formes radicicoles dont il sera question plus loin), une expérience consiste à déposer les insectes sur la région appropriée de l'arbre dans un sac de toile fine. Mais plusieurs espèces de Cynipides sont capables de piquer des bourgeons à partir de l'extérieur au travers de la toile (et partant, de fausser les résultats). Ce fait a été prouvé expérimentalement par Doncaster (1916) et nous l'avons nous-mêmes constaté à plusieurs reprises. Afin d'éviter cette cause d'erreur, nous éloignons régulièrement la toile du contact direct des rameaux par une légère armature métallique. Cela facilite d'ailleurs beaucoup la ponte des insectes déposés à l'intérieur. De plus, nous isolons toujours (sauf exceptions signalées) les rameaux choisis pour une expérience, par le moyen du même genre de sac, ou de cages de grandes dimensions, au moins plusieurs semaines avant la date habituelle de sortie des insectes utilisés.

Pour les *Aulacini*, l'isolement préalable des plantes herbacées hôtes peut être réalisé en grandes cages collectives. Les insectes mis en expérience sont déposés sur les végétaux dans des cylindres de grillage en nylon.

Des modalités particulières à certains types d'expériences seront exposées dans la suite, le moment venu. Le matériau utilisé dans les dispositifs d'isolement doit laisser un accès suffisant à la lumière et à la circulation de l'air. Mais, d'une façon générale, le confinement d'une plante rend nécessaire la lutte contre le développement des Aphides ou de certains champignons parasites. Si bien que ces expériences, de principe très simple, se révèlent souvent difficiles à prolonger le temps nécessaire. Des expériences témoins sont régulièrement effectuées à chaque étape de nos recherches et nous ne le rappellerons pas au cours de l'exposé qui suit.

N. B. — Dans le compte rendu des résultats des expériences, le datage est indiqué de la manière suivante : aux mois de l'année sont affectés des nombres romains et, aux jours du mois, des chiffres arabes placés *avant* le numéro du mois. Les chiffres arabes placés *après* le numéro du mois indiquent par contre le rang des années se succédant après celle du début de l'expérience. Ainsi, le chiffre 1 (souvent omis) indique l'année du début de l'expérience, le chiffre 2 *l'année de millésime suivant*, etc. En résumé, la notation suivante, par exemple, 15 V 3, date un événement qui s'est produit le 15 mai de la 2e année après celle du début d'une expérience.

CHAPITRE PREMIER

LES MODALITÉS DE LA REPRODUCTION DES *AULACINI*

Les espèces de ce groupe se rangent immédiatement en deux catégories (si l'on en excepte l'espèce hétérogonique *Pediaspis aceris* étudiée plus loin). Une première catégorie comprend les espèces qui montrent régulièrement des individus des deux sexes : ce sont les *espèces bisexuées*. Une deuxième catégorie comprend les espèces qui ne montrent ordinairement que des femelles : ce sont les *espèces unisexuées*, auxquelles nous ne consacrerons qu'une brève remarque au cours de ce chapitre.

I. — LES ESPÈCES BISEXUÉES

Ce sont, pour la faune que nous avons étudiée : *Aylax minor* Hartig, *Aulacidea hieracii* (Bouché), *Xestophanes brevitarsis* (Thomson), *Xestophanes potentillae* (Retzius), *Diastrophus rubi* (Bouché).

Si, dans ces espèces, les deux sexes sont représentés, on est très imparfaitement renseigné sur leur rapport réel dans les divers cas. D'après Kieffer (1901), « les mâles sont ordinairement plus rares que les femelles ».

En ce qui concerne le type de reproduction, nous disposons de quelques observations biologiques et de faits d'ordre cytologique. Sur le plan biologique, on admet couramment que les mâles et les femelles de la plupart de ces espèces s'accouplent et engendrent des individus semblables à eux-mêmes. D'un point de vue théorique, qui se révélera exact, Vandel (1931) a émis l'idée que la parthénogenèse, si elle existe dans les espèces à sex-ratio équilibrée, est probablement arrhénotoque, comme chez les autres Hyménoptères de même type. Par ailleurs, Beijerinck (1883) a signalé que des femelles vierges d'*Aulacidea hieracii* pouvaient pondre et déterminer des galles, mais n'a pas indiqué s'il avait obtenu ainsi des descendants. A plus forte raison ignore-t-on leur sexe. Il admit également que, chez *Diastrophus rubi*, le nombre des

mâles est si petit que l'accouplement doit avoir lieu rarement. Il en a conclu que les deux espèces montrent « le passage à une propagation parthénogénétique » (thélytoque). Kieffer (1887) fit, avec *Diastrophus rubi*, une observation comparable à celle de Beijerinck avec *Aulacidea hieracii* et en tira la même conclusion. Kinsey (1920 *b*) est arrivé aussi à la même opinion pour l'espèce américaine *Diastrophus nebulosus* (O. S.). Sur le plan *cytologique*, on dispose de données plus sérieuses. En effet, Dodds (1938) a montré que, chez les *Aulacini* bisexués *(Aulacidea hieracii. Xestophanes potentillae)*, la femelle est diploïde et le mâle haploïde (au moins dans son tissu germinal), et que la spermatogenèse montre une première division de méiose abortive. C'est-à-dire que la condition chromosomique est semblable à celle du type « Hyménoptère », et que le mode de reproduction doit aussi être semblable, avec parthénogenèse arrhénotoque facultative.

Dans l'ensemble, les faits sont donc assez souvent contradictoires et, à vrai dire, on ne connaît pas le sexe des descendants d'une femelle vierge, dans le groupe des *Aulacini*. Nous étudierons donc le rapport des sexes, puis la nature et l'importance des *aptitudes parthénogénétiques* des diverses espèces bisexuées des *Aulacini*.

A. — LE RAPPORT DES SEXES

Nous le calculons pour toutes les espèces de notre région, sauf pour *Xestophanes brevitarsis*, récoltée en nombre trop faible.

Tableau I

Espèces	Nombre total d'individus	Nombre de ♂	% de ♂
Aylax minor	1 761	848	48
Xestophanes potentillae	1 481	593	40
Diastrophus rubi.....	890	280	31
Aulacidea hieracii.....	979	296	30

Donc, à côté d'une espèce où le rapport des sexes est presque parfaitement équilibré, les autres espèces montrent effectivement une nette déficience numérique des mâles.

B. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA NATURE DE LA PARTHÉNOGENÈSE DE QUELQUES ESPÈCES

1° Aylax minor Hartig, 1840.

a) Observations générales. — Plante-hôte : *Papaver rhoeas* L.

Galle : elle est formée dans les fruits, à partir de graines modifiées (fig. 1). L'insecte que nous récoltons en Bretagne est une race d'*Aylax minor,* qui peut déformer notablement la capsule du coquelicot, contrairement à la règle habituelle de l'espèce (Molliard, 1921). La récolte des capsules parasitées s'effectue en juin. Répartition : Ille-et-Vilaine, Côtes-du-Nord.

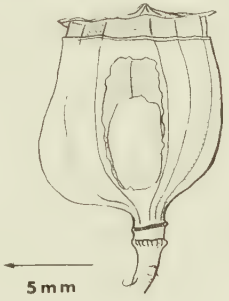


Fig. 1.
Aylax minor, galle dans une capsule de *Papaver rhoeas.*

Sortie des insectes : de fin avril à juin de l'année suivante pour la majorité. Ils percent la paroi de la capsule ou empruntent les orifices naturels de sortie des graines situés sous le plateau stigmatique. Comme Niblett (1948-1949), nous constatons des sorties d'adultes en mai de la deuxième année suivante, ce qui est un cas unique chez les *Aulacini* (excepté *Pediaspis aceris*) ; ces adultes sont de tailles très variées.

En résumé, le cycle biologique de cette espèce montre les étapes chronologiques suivantes :

IV_1 V_1 VI_1	VII_1 ..... →		IV_2 V_2 VI_2 et (pro-parte) IV_3 V_3 VI_3
Ponte.	Apparition des galles (récolte).	Maturation.	Sortie des descendants. Accouplement et ponte.

Accouplement : il peut être observé assez facilement en tube d'élevage.

Ponte : la femelle pond dans les ovaires des boutons floraux de coquelicot (pl. 1, *A*). Cette opération n'est pas facilement obtenue en cristallisoir. Elle nécessite, d'ailleurs, un synchronisme assez strict entre la période de sortie de l'insecte et la période de réceptivité des boutons floraux, ce qui explique la faiblesse numérique des résultats obtenus dans les expériences.

*b) **Expériences concernant la parthénogenèse.*** — Des femelles vierges sont déposées, durant plusieurs semaines, sur un même groupe de plantes semées à des dates quelque peu espacées, et produisant de ce fait des boutons floraux également pendant plusieurs semaines, ceci afin d'augmenter les possibilités de synchronisme entre plante et insecte. Les *Papaver rhoeas* utilisés poussent en cage d'isolement avant et pendant toute l'expérience.

Tableau II. — Résultats obtenus

Nombre de ♀ vierges utilisées	Nombre de capsules contenant des galles	Descendants obtenus	
		♂	♀
60	6	36	
65	5	52	
16	5	13	

La parthénogenèse chez *Aylax minor* est donc effectivement et purement *arrhénotoque*.

2° *Xestophanes brevitarsis* (Thomson, 1877) Mayr, 1881.

*a) **Observations générales.*** — Plante-hôte : *Potentilla tormentilla* (L.).

Galles : elles se présentent assez fréquemment sur les tiges. Elles consistent en renflements noueux de tailles variées, comprenant une ou plusieurs loges gallaires. Elles apparaissent au cours de l'été et se récoltent à l'automne. Localité : Rennes.

Sortie des insectes : en mai ou juin de l'année suivante.

Accouplement : il est observable, irrégulièrement, en tube d'élevage.

Ponte : les femelles piquent volontiers les jeunes tiges, essentiellement les extrémités en voie de croissance, entre la dernière feuille et l'ébauche tout à fait terminale (pl. II, *C*). Les œufs pondus sont déposés sous le parenchyme cortical.

*b) **Expériences concernant la parthénogenèse.*** — Des femelles vierges sont déposées sur des *Potentilla tormentilla*, isolées préalablement.

Tableau III. — Résultats obtenus

Nombre de ♀ vierges utilisées	Descendants obtenus	
	♂	♀
16	16	
9	1	
5	57	

La parthénogenèse est donc, ici aussi, purement *arrhénotoque*.

Remarque. — L'espèce *Xestophanes potentillae*, étudiée plus en détail à la fin de ce chapitre, donne des résultats identiques.

3° *Aulacidea hieracii* (Bouché, 1834) Kieffer, 1902.

a) Observations générales. — Plante-Hôte : *Hieracium umbellatum* L.

Galle : c'est un renflement pluriloculaire, très apparent, de la tige. Elle est visible en été et peut être récoltée en octobre (fig. 2).

Localités : Rennes, Dinard. Les stations sont à la fois très dispersées et étroitement circonscrites.

Sortie des insectes : les adultes sortent en mai ou juin de l'année suivante.

Ponte : les femelles piquent les extrémités des tiges en voie de croissance, au travers des plus jeunes feuilles. L'opération peut durer plusieurs heures, durant lesquelles la femelle ne change pas de place. Ses œufs sont déposés en amas serrés, un peu en dessous du point végétatif sommital, parallèlement à l'axe de la tige.

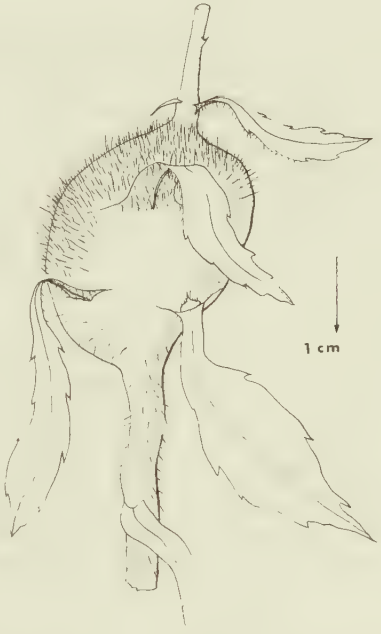


Fig. 2. — *Aulacidea hieracii*, galle sur tige de *Hieracium umbellatum*.

b) Expériences concernant la parthénogenèse. — Des femelles vierges sont déposées sur des tiges de *Hieracium* en voie de développement dans une cage d'isolement. Sur les quatre expériences entreprises, une donne les résultats suivants (voir tableau IV) :

Tableau IV

Nombre de galles produites	Descendants obtenus	
	♂	♀
3	9	0
	15	0
	58	1

La parthénogenèse est donc ici encore effectivement *arrhénotoque*, contrairement à l'estimation de Beijerinck (et accidentellement, pour un cas, deutérotoque).

4° *Diastrophus rubi* (Bouché, 1834) Hartig, 1840.

*a) **Observations générales.*** — Plante-hôte : *Rubus fruticosus* L. *sensu lato.*

Galle : elle consiste en un renflement, souvent spectaculaire, d'une tige et parfois d'un pétiole (fig. 3). Elle est de taille variable, pluriloculaire, verte ou rougeâtre. Elle apparaît en mai et juin et peut être récoltée en octobre.

Localités : Dinard, Rennes, La Rochelle. Les stations sont très localisées : on peut trouver régulièrement des galles dans une même portion de haie, et aucune sur les haies voisines durant plusieurs années successives.

Sortie des adultes : d'une même galle, des adultes mâles et femelles sortent en fin avril et mai, surtout durant la deuxième moitié des matinées. Cette sortie est facilement observable, car elle peut durer plusieurs heures ou jours (dans ce dernier cas cependant, il est fréquent que les insectes meurent au cours de l'opération). Comme l'orifice de sortie est plus étroit que l'abdomen, celui-ci doit subir une importante déformation lors de l'émergence. Ces insectes se caractérisent parmi les Cynipides, par la grande lenteur de toute leur activité.

Fig. 3. — *Diastrophus rubi*,
galle sur tige de *Rubus fructicosus* (avec orifices de sortie).

Accouplement : le taux assez faible des mâles a fait mettre en doute l'accouplement dans cette espèce, ou tout au moins sa fréquence, comme nous l'avons signalé plus haut. Nous pouvons au contraire affirmer que cette opération prend place avec une fréquence normale, l'ayant observée plusieurs dizaines de fois. Certes, de nombreux rapprochements en tube d'élevage échouent, une femelle peut refuser un mâle tel jour et ne l'accepter que le lendemain, ou un mâle peut se montrer indifférent aux femelles. Mais ces faits d'apparence négative ou bizarre se rencontrent chez tous les Cynipides, même les plus actifs sexuellement comme *Andricus circulans*. Par contre, nous constatons qu'un même mâle peut féconder successivement 3 femelles (et tenter encore de s'accoupler). L'accouplement, chez *Diastrophus rubi*, se prête particulièrement à l'observation du fait de sa durée plus longue que dans les autres espèces. Les étapes de cette opération comportent successivement :

— une série préalable de vibrations des ailes du mâle;
— le chevauchement de la femelle par le mâle;
— une période de frottements alternés des antennes droite et gauche de la femelle par celles du mâle durant 30 à 40 secondes; ceci paraît déclencher la déformation de l'abdomen de la femelle et l'offre de son orifice génital;
— l'intromission du pénis qui dure de 45 à 70 secondes (pl. I, *D*);
— ensuite l'abandon de la femelle par le mâle, mais celle-là reste néanmoins plus ou moins longtemps immobile, dans la position caractéristique qu'elle occupait.

L'accouplement est fonctionnel car, après dissection d'une femelle, du sperme actif est retrouvé dans la spermathèque et son canal. Assez souvent, on peut observer des tentatives d'accouplements entre mâles.

Ponte : des femelles même vierges peuvent, dès les minutes suivant leur sortie, tenter de piquer un rameau de ronce ou, à défaut, les tissus de la galle d'où elles sortent. En réalité, l'opération complète de ponte n'est pas très fréquemment observable en cristallisoir. Par contre, quand elle a lieu, elle peut se prolonger six heures et plus. La femelle pond dans des extrémités de rameaux en pleine croissance.

Le développement consécutif de la galle est extrêmement rapide. Quinze jours après la ponte, une jeune galle est repérable.

b) Expériences concernant la parthénogenèse. — Elles consistent à déposer des femelles vierges, prélevées à leur sortie de galles variées, individuellement (sauf exceptions signalées), sur des rejets de ronce en pot, ou des rameaux protégés à l'extérieur. Dans le premier cas, à l'abri des intempéries, 13 expériences sur les 34 entreprises aboutissent à la formation de galles. Dans le second cas, pourtant plus « naturel » en apparence, les réussites sont beaucoup plus rares (6 sur 45 expériences) et n'amènent la formation que de très petites galles.

Nous avons déjà fait état (Folliot, 1960) de quelques-unes de nos recherches à ce sujet. Nous les avons depuis augmentées et confirmées, ainsi qu'il apparaît dans le tableau suivant, qui résume tous les résultats positifs obtenus.

Tableau V

Descendants obtenus	Nombre de ♀ vierges utilisées													
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	6	5	5	7	4
♂	2	1	3	28	22	20	34	5	4	2 galles 32 19	41	1	12	79
♀														

La femelle vierge *Diastrophus rubi* est bien apte à pondre comme on l'admet depuis longtemps, mais, contrairement à sa réputation, n'engendre dans ces conditions que des mâles. La parthénogenèse éventuelle est donc purement arrhénotoque.

C. — VALEUR GÉNÉTIQUE DES MÂLES D'ORIGINE PARTHÉNOGÉNÉTIQUE

1° Dans l'espèce **Diastrophus rubi.**

Les mâles d'origine parthénogénétique, descendant de femelles vierges, se comportent comme les mâles d'origine naturelle (appelés « non-parentaux »), descendant de femelles fécondées. Nous constatons l'accouplement de 8 de ces mâles avec autant de femelles. Deux de ces femelles, mises en expériences de ponte, donnent chacune une galle, libérant respectivement, l'année suivante, l'une : 18 ♂ et 51 ♀; l'autre : 3 ♂ et 11 ♀.

2° Dans l'espèce **Xestophanes brevitarsis.**

Deux mâles d'origine parthénogénétique s'accouplent avec deux femelles, qui chacune déterminent des galles. De celles-ci une femelle est sortie dans un cas (dans l'autre cas, aucune sortie n'est constatée).

Les mâles d'origine parthénogénétique sont donc *fonctionnellement tout à fait équivalents* aux mâles « non-parentaux ».

D. — IMPORTANCE NATURELLE DE LA PONTE DES FEMELLES NON FÉCONDÉES

Nous avons vu que les femelles vierges des diverses espèces des *Aulacini* sont capables de pondre et d'engendrer des mâles. Dans les conditions expérimentales, ces femelles vierges déterminent des galles avec un pourcentage de réussite équivalent à celui des femelles fécondées. De telles femelles jouent-elles le même rôle dans les conditions naturelles ?

Dans le cas d'*Aylax minor* et de *Xestophanes potentillae*, il ne paraît guère possible d'apprécier ce rôle. En effet, les amas de galles des fruits de coquelicot ou de la potentille rampante ne libèrent que de petits nombres d'individus. De plus, chacun peut tout de même provenir de plusieurs femelles mères, compte tenu de l'abondance et de l'ubiquité des populations de ces deux espèces. Ces contre-indications sont déjà moins valables pour *Xestophanes brevitarsis*. Mais surtout, deux espèces, *Aulacidea hieracii* et *Diastrophus rubi*, caractérisées par leur relative dispersion et des galles pluriloculaires, se prêtent à fournir une réponse à la question posée. On peut en effet, dans leur cas, admettre avec vraisemblance que chaque galle résulte de la ponte d'une seule femelle. La répartition des sexes des insectes libérés par une même galle offre donc un reflet de l'état d'imprégnation ou de non-imprégnation de la femelle mère.

Or, pour *Aulacidea hieracii*, sur 28 galles récoltées, une seule ne donne que des mâles (10 individus) alors que toutes les autres donnent un mélange des deux sexes, ou, beaucoup plus rarement, des femelles seulement. Pour *Diastrophus rubi*, sur 53 galles récoltées, 8 ne donnent que des mâles avec les nombres suivants (5 fois 1 seul mâle et, 2 mâles, 7 mâles, 19 mâles). Seuls les deux derniers cas semblent pouvoir être considérés comme significatifs.

La *ponte par des femelles vierges* est donc certainement *très rare* dans les conditions naturelles.

E. — CONCLUSION

Nos résultats expérimentaux corroborent les données cytologiques déjà connues sur les *Aulacini* bisexués. On peut donc admettre que, chez ceux-ci, la reproduction est bien du type « hyménoptère » banal, avec *parthénogenèse facultative arrhénotoque*. Ce résultat est valable pour toutes les espèces des *Aulacini* que nous avons étudiées, y compris *Aulacida hieracii* et *Diastrophus rubi*, contrairement à certaines opinions. Le cycle de développement des espèces de ce type peut être représenté schématiquement comme dans la figure 4. Mais, si les

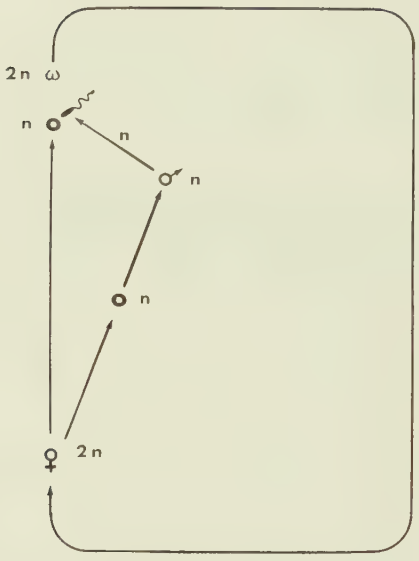


Fig. 4. — Représentation schématique des modalités de la reproduction des *Aulacini* bisexués.

mâles d'origine parthénogénétique sont bien fonctionnels, il semble que leur production par des femelles vierges soit une opération rarement réalisée naturellement.

II. — LES ESPÈCES UNISEXUÉES

Ce sont, dans la faune que nous étudions : *Aulacidea pilosellae* (Kieffer) ; *Aulacidea subterminalis* Niblett ; *Phanacis hypochoeridis* (Kieffer) ; *Phanacis lampsanae* (Perris) ; *Liposthenus latreillei* (Kieffer).

Ces espèces ne sont représentées que par des femelles. Cependant, dans certaines, on observe accidentellement la production des *mâles*. Tel est le cas pour *Liposthenus latreillei* (K.) (Dettmer, 1925) ou pour *Phanacis hypochoeridis* (K.) (Tavares, 1902). Dans cette dernière espèce, nous avons personnellement obtenu aussi deux mâles (sur 35 insectes). Par contre, nous réalisons la reproduction de *Liposthenus latreillei* et élevons expérimentalement plusieurs générations successives d'*Aulacidea pilosellae*, en obtenant plusieurs centaines de femelles mais jamais un mâle.

Dans ces espèces, la reproduction par *parthénogenèse thélytoque* est absolument *obligatoire*. Le cycle de reproduction peut être représenté par la figure 6 *D* (p. 438).

N. B. — En dehors des *Aulacini*, la plupart des *Rhoditini* [sauf *Diplolepis kiefferi* (Loiselle)] ont les mêmes caractères biologiques, du point de vue du cycle de reproduction, que les espèces ci-dessus.

III. — LE DÉDOUBLEMENT DU CYCLE DE DÉVELOPPEMENT CHEZ LES *AULACINI*

On a depuis longtemps admis que tous les *Aulacini* (à l'exception de *Pediaspis aceris*) montraient *une génération annuelle*, bisexuée ou unisexuée, généralement printanière. Nous avons pu mettre en évidence *un déroulement différent du cycle* de reproduction dans les trois espèces suivantes : *Xestophanes potentillae* (Retzius), *Xestophanes brevitarsis* (Thomson), *Aulacidea pilosellae* (Kieffer).

A. — XESTOPHANES POTENTILLAE (Retzius ? 1783) Foerster, 1869

Cette espèce fonde ses galles sur *Potentilla reptans* L. Mais le phénomène que nous allons décrire ne se réalise que dans une population, géographiquement limitée à la région rochelaise, et caractérisée par un certain type cécidologique. Nous devons donc au préalable définir les types cécidologiques de cette espèce et leur répartition (l'analyse de la variation même n'étant entreprise qu'au cinquième chapitre).

1° *Définitions des types cécidologiques.*

Les auteurs ont en effet décrit deux types de galles, différant d'abord par leur point d'implantation sur le végétal (fig. 5).

Un premier type, que nous appellerons « σ », est caractérisé par la formation des galles sur les *stolons* ou *pétioles* de potentille. Les galles se présentent alors comme des renflements fusionnés ou disposés en chapelets, verts ou brunâtres. Elles sont visibles à partir de juillet et libèrent des insectes en juin suivant.

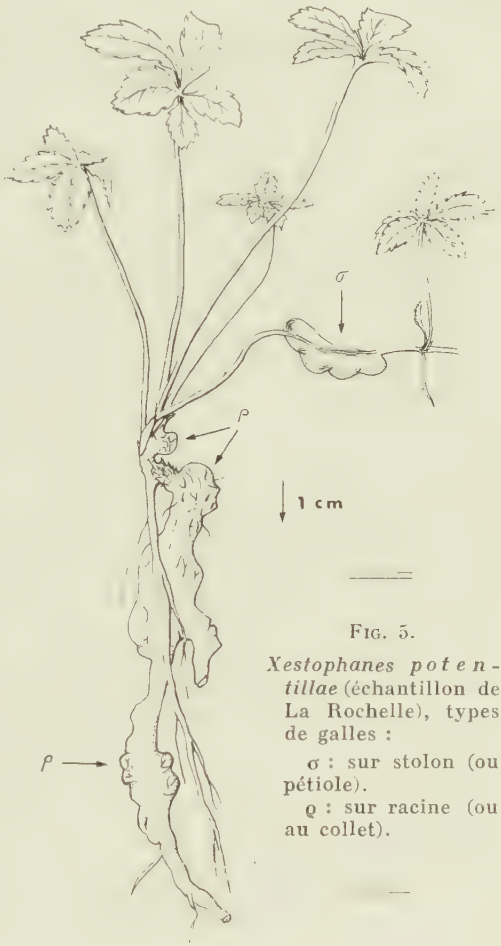


Fig. 5.
Xestophanes potentillae (échantillon de La Rochelle), types de galles :
σ : sur stolon (ou pétiole).
ρ : sur racine (ou au collet).

Ce type est celui qui a été décrit par : Giraud (*in* Darboux et Houard, 1907), Schenk (1863), Mayr (1876-1878), Hieronymus (1890), Kieffer (1898-1901), Connold (1901, p. 52 et 117), Houard (1903), v. Dalla Torre et Kieffer (1910), Docters Van Leeuwen et Alta (1946), Ionescu (1957), Weidner (1960), Eady et Quinlan (1963).

Un deuxième type, que nous appellerons « ρ », est caractérisé par la formation des *galles au collet* et *sur les racines* de la plante. Les galles

se présentent alors en amas brunâtres, souvent craquelés superficiellement, persistant après la sortie des insectes qui a lieu en juin et juillet de l'année suivante.

Ce type a été décrit par Connold (1901, p. 51 et p. 292), sous l'appellation *Gall on the rhizome* [il est probable que sous cette même appellation, Niblett a désigné ce même type de galle (1957)], et reconnu par Barbotin *(in litteris)*.

2° Observations sur la répartition géographique des galles des deux types.

a) *Type* ♂. — D'après les divers auteurs cités ci-dessus, ce type est distribué très largement en Europe (excepté dans la Péninsule Ibérique, Tavarès, 1930 *a*) où, le plus souvent, il se trouve à l'exclusion du type ♀.

Personnellement, nous avons récolté ce type :

— Aux environs de Prague (Tchécoslovaquie). Les insectes de cette origine constituent, dans nos recherches, une population de référence que nous appellerons « S_P » (sur stolon, Prague).

— Aux environs de La Rochelle. Là, le type ♂ coexiste avec le type ♀. Les insectes de cette région constituent une population que nous appelons « S_L » (sur stolon, La Rochelle).

b) *Type* ♀. — Ce type semble beaucoup moins répandu puisqu'il n'a été signalé qu'en Angleterre et en Bretagne. Personnellement, nous le récoltons :

— En Bretagne, où il est très abondant et représente exclusivement l'espèce. En effet, à côté de plusieurs centaines de galles au collet et aussi sur de grosses racines, parfois assez profondément enterrées, nous ne récoltons en plusieurs années que 2 galles sur stolons (et 7 galles à un nœud de stolon, c'est-à-dire en un endroit d'où partent des racines). Les insectes de cette région constituent une population que nous appelons « R_B » (sur racine Bretagne).

— Dans la région de La Rochelle, où le type ♀ coexiste avec le type ♂. Les insectes issus des galles ♀ de cette région forment une population que nous appellerons « R_L » (sur racine, La Rochelle).

3° Observations sur le rythme biologique de la population S_L.

Dans cette population S_L, des galles récoltées au début du printemps sortent précocement des adultes en mai et juin. Ensuite, durant l'été, des galles d'aspect juvénile sortent également des insectes, de la fin août au début d'octobre. Le cycle annuel montre donc deux vagues successives de sortie. Cependant, des galles de la deuxième récolte, certaines sorties n'ont lieu qu'en mai et juin de l'année suivante. Ces

observations, ajoutées à celles que procure l'examen du contenu des galles durant toute une année, fournissent les renseignements comparatifs suivants sur les rythmes biologiques des populations S_P et S_L.

Tableau VI

Populations	Mois											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
S_P	L	L	L	L	N	N et A	A	Lj	L	L	L	L
S_L	L	L	L	N	N et A	A	Lj	L ou N	L ou N et A	L A	L Lj	L L

L = Larve; Lj = Larve jeune; N = Nymphe; A = Adulte.

Par rapport à la population S_P, la population S_L montre donc, apparemment, un *phénomène de bivoltinisme* (Folliot, 1959 *a*). L'abondance de la population S_L étant très variable selon les années, ce phénomène peut être parfois très discret.

Mais l'intérêt théorique de son existence chez les *Aulacini* est tel, que nous devons l'examiner avec précision :

La première vague de sorties est-elle due effectivement à une génération issue de la précédente ou à une série de libérations tardives d'adultes ? ou même à un développement tardif de galles d'une unique génération ?

S'il y a bien deux générations distinctes, l'une d'entre elles montre-t-elle un déficit en mâles ou même une tendance à la parthénogenèse thélytoque (et par là un passage à l'hétérogonie) ?

Ce bivoltinisme éventuel est-il lié à des facteurs externes (botaniques ou climatiques) ou à des caractères génétiques de la population qui le montre ?

4° *L'existence de deux générations annuelles.*

a) *Expériences réalisées avec des individus de mai-juin.* — Elles consistent à déposer sur des potentilles indemnes de galles, isolées depuis plusieurs mois, des femelles et mâles sortis de galles récoltées durant l'hiver.

14 expériences avec 93 femelles sont entreprises. 12 d'entre elles montrent la formation de galles (de type σ), d'où sortent 188 adultes en août et septembre. Dans 4 de ces expériences, 9 adultes sortent aussi en mai ou juin suivants.

Tableau VII

Années	1												2					
Mois	M		J		J		A		S		O		N	D	J	F	M	A	M	J
Première génération	Début de l'expérience avec 5 ♀.			Apparition de galles ♂.				Sortie d'adultes : 16 ♂, 20 ♀,												
Deuxième génération								dont 7 ♀ utilisées en expérience.				Apparition de galles.								Sortie d'un adulte ♀.

Tableau VIII

Années	1					2													3
Mois	S		O		N D	J	F	M	A	M	J		J		A	S	O...		.. J
Première génération	Début de l'expérience avec 11 ♀.			Apparition de galles ♂.							Sortie d'adultes : 13 ♂, 10 ♀,								
Deuxième génération											dont 7 ♀ utilisées en expérience.		Apparition de galles ♂.			Sortie d'adultes : 8 ♂, 6 ♀.			Sortie d'un adulte ♂.

b) *Expériences réalisées avec des individus d'août-septembre.* — Ces expériences doivent être évidemment réalisées avec des plantes isolées depuis au moins avril précédent.

26 expériences avec 83 femelles sont entreprises. 12 d'entre elles montrent la formation de galles, mais 4 seulement aboutissent à la libération de 62 adultes en mai et juin suivants. Les expériences qui se déroulent durant l'hiver réussissent beaucoup moins bien que les précédentes, en raison de la destruction fréquente de galles qui pourrissent au contact du sol.

c) *Expériences réalisées avec des individus des deux périodes de sorties successives.* Elles consistent à produire, d'abord, des galles d'été à partir d'individus nés au printemps, puis à utiliser les adultes, qui en sortent à l'automne, pour obtenir une nouvelle formation de galles pendant l'hiver.

10 expériences conformes à ce schéma sont entreprises et 4 montrent la formation de galles d'hiver. Les individus issus de celles-ci donnent des galles à nouveau dans un cas : tableau VII.

Une expérience semblable, mais débutant à l'automne, est également réalisée et se déroule ainsi : tableau VIII.

La *réalité de l'existence de deux générations sexuées annuelles est bien démontrée* dans la population S_L de *Xestophanes potentillae*. Cette population peut être qualifiée de bivoltine, bien qu'un petit nombre des individus se développe en un an selon le rythme normal des *Aulacini*. Dans les autres populations de *Xestophanes potentillae*, nous ne relevons pas d'indice de l'existence de ce phénomène (sauf en un seul cas dont il sera question au dernier chapitre).

5° *Le rapport des sexes et la parthénogenèse.*

Ces données doivent être appréciées en comparaison de celles des diverses autres populations. Les galles de type ♂ étant beaucoup plus parasitées que celles du type ♀ libèrent malheureusement un nombre moins élevé de Cynipides.

a) *Le rapport des sexes des diverses populations :*

Tableau IX

Populations	S_P	R_B	R_L	S_L	
				Eté	Hiver
Nombre d'individus examinés	170	646	578	238	191
% de ♂	47,6	36,5	39,2	40	# 50

b) Les *aptitudes parthénogénétiques* :

Tableau X

Populations	S_P	R_B	R_L	S_L	
				Eté	Hiver
Nombre d'expériences entreprises	1	31	7	6	14
Nombre de ♀ vierges utilisées	1	31	19	25	39
Nombre d'expériences ayant montré des galles	0	21	5	5	4
Nombre d'expériences ayant libéré des insectes		20	5	5	1
Nombre d'insectes		256	28	57	36
Sexe		♂	♂	♂	♂

(Inversement, dans 25 expériences réussies avec des femelles fécondées des diverses populations, nous obtenons régulièrement une descendance mixte de mâles et de femelles.)

6° *Examen des facteurs responsables du bivoltinisme.*

Ce phénomène se produit donc dans une population de la région rochelaise, qui détermine des galles (type σ) dans les stolons ou pétioles. La formation des galles dans un *organe à croissance rapide*, comme une feuille ou un stolon en développement, peut sembler une circonstance favorable à l'accélération du développement des gallicoles. Nous n'avons, en effet, jamais même une fois (sur des centaines de cas contrôlés) constaté de sortie d'adulte d'une galle sur racine ou collet (type ♀) avant un an de développement. Certes, il arrive (rarement d'ailleurs) qu'une femelle de population R_L détermine des galles σ, et alors ses occupants peuvent parfois se développer de l'été à l'automne, mais ce fait est certainement justiciable d'une explication génétique, comme nous le proposons au chapitre V. Si le développement de l'insecte dans un organe végétal en croissance rapide est une *condition nécessaire* au bivoltinisme, il n'est de toute façon pas *suffisant*. En effet, cette circonstance ne détermine pas du tout le bivoltinisme dans la population S_P.

Le phénomène de bivoltinisme est-il lié à une variété physiologique locale de la plante ? Il ne semble pas non plus, car nous obtenons le développement rapide d'une génération estivale d'individus de popu-

lation S_L sur des plantes de Bretagne (région de la population R_B), avec le même rythme. En contrepartie, des galles produites par des femelles de population S_P sur plantes de La Rochelle (région de S_L) conservent un rythme annuel de développement.

Le bivoltinisme dépend-il directement des facteurs du milieu ? Nous ne le pensons pas, car nous élevons la population bivoltine (S_L) en Bretagne sans constater de modification de son rythme propre de développement. De plus, nous n'avons pu accélérer celui de la population univoltine S_P, par séjour des galles en serre chaude durant les premiers temps de leur croissance (juillet-août). Une étude précise des facteurs externes se révèle d'ailleurs très difficile, du fait que, dans une galle d'été de la population S_L, on peut voir côte à côte une larve qui se métamorphose rapidement en automne, et une larve qui ne se métamorphose qu'au printemps suivant, toutes deux pourtant soumises aux mêmes conditions extérieures.

En conclusion, le dédoublement du cycle annuel de reproduction semble lié à un facteur génétique répandu presque totalement dans une population d'un certain type cécidologique, de l'espèce *Xestophanes potentillae,* de répartition géographique limitée.

B. — XESTOPHANES BREVITARSIS (Thomson)

Les caractères biologiques de cette espèce, exposés auparavant, la rapprochent des *Xestophanes potentillae* à galles de types σ. L'observation des dates de sortie des insectes dans une série d'expériences fournit les renseignements suivants :

Tableau XI

Expérience n°	Date de début	Sortie des adultes	
		En IX_1 au X_1	En VI_2
1	VI_1	1	11
2	VI_1	1	23
3	VI_1	—	1
4	VI_1	—	57
5	VI_1	3	30
6	VI_1	—	1

Une petite proportion (moins de 5 %) des insectes effectue bien un développement rapide, qui permet sa sortie en automne comme pour la population S_L de *X. potentillae.*

Quel est le rôle de cette génération hâtive ? Nous ne pouvons répondre catégoriquement à cette question. Une expérience entreprise

avec les deux seules femelles obtenues en octobre n'a pas montré de formation de galles. D'ailleurs, la biologie de *Potentilla tormentilla* est très différente de celle de *Potentilla reptans*. En effet, celle-là ne se maintient vivante durant l'hiver que par un rhizome souterrain (qui ne porte pas de galles), alors que tiges aériennes et feuilles meurent totalement (au contraire, chez *P. reptans*, tout l'appareil végétatif reste en vie). Donc, des individus de l'espèce *X. brevitarsis* qui sortent en automne ne peuvent piquer que des organes végétatifs qui vont dépérir peu après. Des galles ont-elles le temps de se former dans ces conditions ? certaines galles d'aspect très juvénile récoltées en novembre ont-elles cette origine ? Cela est possible bien que la faiblesse numérique des individus hâtifs ne nous permette pas de le démontrer.

En conclusion, nous constatons, chez *Xestophanes brevitarsis*, la possibilité, réduite à un faible pourcentage des populations, *d'un développement estival accéléré*. Cette génération d'été a le même rythme biologique que la génération d'été homologue de *Xestophanes potentillae*. Mais nous ne pouvons mettre en évidence avec certitude la fondation d'une deuxième génération (d'hiver) dans cette espèce.

C. — AULACIDÆ PILOSELLÆ (Kieffer, 1961) K., 1902

Nous avons déjà rappelé, au cours de ce chapitre, que cette espèce est l'une de celles qui sont réduites au sexe femelle et se perpétuent donc par *parthénogenèse thélytoque indéfinie*.

a) ***Observations générales.*** — Plante-hôte : *Hieracium pilosella* L.

Galle : elles sont incluses dans la nervure principale des feuilles ou dans les stolons, apparaissant comme des renflements de 2 à 3 mm de longueur, verts ou rougeâtres. Localité : Rennes.

Insectes : les femelles sortent en juin et pondent (assez volontiers) dans les extrémités de stolons en croissance (pl. I, *B*) et les nervures des très jeunes feuilles. Nous observons parfois des femelles piquant le parenchyme d'un limbe âgé, une racine, le pédoncule floral ou même la fleur, mais toujours très fugitivement dans ces cas et sans ponte consécutive. Par contre, dès que l'épiderme pileux d'un stolon ayant reçu une ponte est arraché, on aperçoit, par transparence au travers des tissus végétaux, les œufs alignés en dessous de l'écorce.

En provoquant des galles sur stolons avec des femelles issues de galles de feuilles, nous vérifions qu'il n'y a pas, dans cette espèce, de ségrégation de populations différentes en ce qui concerne les aptitudes cécidogènes.

Observations sur le rythme biologique de l'espèce. — Le développement des galles est très rapide : moins de 15 jours après une ponte, elles sont visibles. Les galles sont considérées comme mûres et bonnes à récolter en octobre. A cette époque, certaines montrent un orifice de

sortie dont la responsabilité est habituellement attribuée à un parasite. A la fin de l'automne, les piloselles montrent donc une rosette de feuilles vivantes avec des galles fraîches et, en dessous, des feuilles plus ou moins fanées, brunes, avec des galles trouées pour une grande part (pl. I, *C*). Des récoltes faites en septembre, durant deux années successives, sont partagées en deux lots : d'une part, les feuilles porteuses de galles intactes et, d'autre part, les feuilles et stolons d'aspect plus âgé, montrant des orifices de sortie à une partie des galles. En juin suivant, 161 femelles sortent des premiers lots, et seulement 11 des deuxièmes lots.

*b) **Expériences concernant le rythme de développement.*** — Des expériences sont entreprises pour éprouver l'hypothèse de l'existence, dans cette espèce, de deux générations successives. Des piloselles, isolées depuis plusieurs mois (en particulier pour les expériences d'automne), sont nécessaires : tableau XII.

Les insectes de la première génération déterminent donc une deuxième génération de galles. Chez *Aulacidea pilosellae*, le cycle annuel comporte *deux générations successives* dont une génération estivale particulièrement rapide. Ceci semble même le mode de développement le plus généralement utilisé dans cette espèce.

***

En résumé, nous constatons une tendance au dédoublement du cycle annuel de développement dans trois espèces du groupe des *Aulacini*. Cette tendance est faiblement réalisée chez *Xestophanes brevitarsis*, nettement prédominante dans une popu-

Tableau XII

Années	1												2					
Mois	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J					
Première génération	Début de l'expérience avec 16 ♀.	Apparition de galles.	Sortie d'adultes : 22 ♀,															
Deuxième génération			dont 12 ♀ utilisées en expérience.	Apparition de galles.														Sortie d'adultes : 10 ♀

lation localisée de *Xestophanes potentillae*, et encore plus généralement réalisée chez *Aulacidea pilosellae*. Dans ces deux derniers cas, les cycles annuels de reproduction peuvent être représentés respectivement par les schémas *B* et *D*, fig. 6.

CONCLUSION

Les quatre types de cycles annuels de reproduction des *Aulacini*.

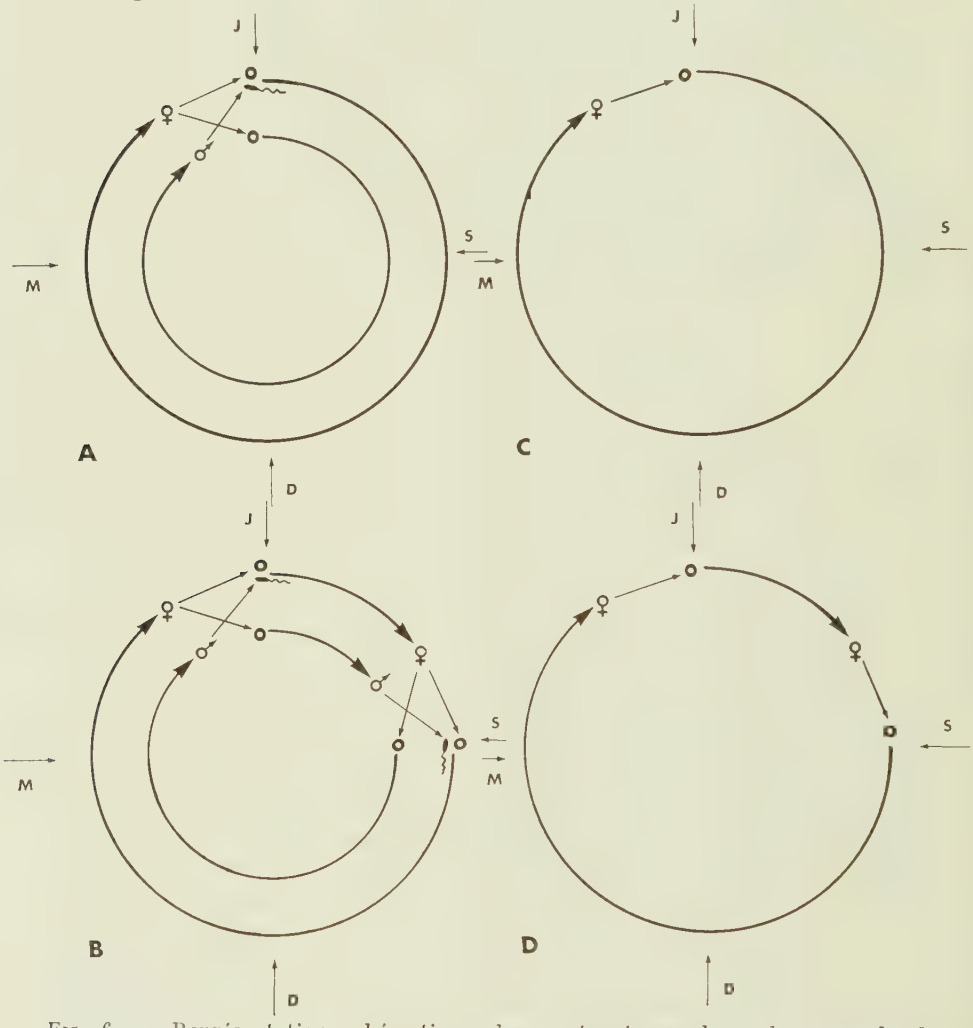


Fig. 6. — Représentation schématique des quatre types de cycles annuels de reproduction des *Aulacini* :

A : Une génération bisexuée (exemples : *Aylax minor, Aulacidea hieracii, Diastrophus rubi, Xestophanes potentillae* [R_D, R_L, S_P]).

B : Deux générations bisexuées (ex. : *X. potentillae* [S_L]).

C : Une génération unisexuée (ex. : *Liposthenus latreillei*, etc.).

D : Deux générations unisexuées (ex. : *Aulacidea pilosellae*).

(J : juin; S : septembre; D : décembre; M : mars.)

CHAPITRE II

RÉVISION OU DÉMONSTRATION DE QUELQUES CAS D'HÉTÉROGONIE

Nous vérifierons l'hétérogonie admise, mais jamais incontestablement prouvée dans deux espèces : *Neuroterus aprilinus* (Giraud) et *Andricus urnaeformis* (Boyer de Fonscolombe).

Nous *rechercherons* les formes hétérogoniques dans deux espèces où elles sont notoirement *inconnues, Cynips agama* Hartig et *Andricus giraudianus* D. T. et K., puis dans une *espèce inconnue* auparavant, voisine de cette dernière, et enfin dans une espèce où, à notre avis, l'hétérogonie est l'objet, au moins en partie, d'une méconnaissance : *Andricus sieboldi* (Hartig).

I. — L'HÉTÉROGONIE DE *NEUROTERUS APRILINUS* (Giraud, 1859) Mayr 1882

La forme agame, correspondant à cette forme sexuée, a été successivement considérée comme étant *Andricus ostreus* par Adler (1881), puis *Andricus solitarius* par Beijerinck (1883). Mais von Schlechtendal (1884) fit des observations très sérieuses, qui l'inclinèrent à penser, sans obtenir de certitude, que cette forme agame recherchée était plutôt *Neuroterus schlechtendali* Mayr, 1871. Kieffer (1897-1901) a rappelé ces diverses opinions et, malgré certaines réticences, a considéré la dernière forme proposée *(N. schlechtendali)* comme « la moins invraisemblable ». Par la suite, Dalla Torre et Kieffer (1910) admirent l'association des deux formes, sans discussion malgré l'absence de faits nouveaux. Par contre, Kinsey (1923) ne l'a pas mentionnée. Ross (1938) a rappelé que ce problème restait en suspens, et Niblett (1940) a signalé avoir échoué dans ses expériences avec *Neuroterus schlechtendali.* Enfin, récemment Ionescu (1957), dans sa

monographie des Cynipides de Roumanie, a bien signalé l'une des deux formes *(N. aprilinus)*, mais pas l'autre.

Actuellement, le problème est plus simple du fait que l'on a la certitude que deux des formes d'abord incriminées, *Andricus ostreus* et *Andricus solitarius*, sont respectivement les agames d'*Andricus furunculus* (Beijerinck, 1883) et *Andricus occultus* (Dettmer, 1927; Docters Van Leeuwen, 1934; Niblett, 1945). Nous avons donc essayé de prouver expérimentalement le lien supposé exister entre les deux formes *Neuroterus aprilinus* et *Neuroterus schlechtendali*.

1° Observations concernant Neuroterus aprilinus *(f. s.)*.

Plantes-hôtes et localités : Bretagne (sur *Quercus pedunculata* et *Q. sessiliflora*), La Rochelle (*Q. pubescens* et *Q. pedunculata*).

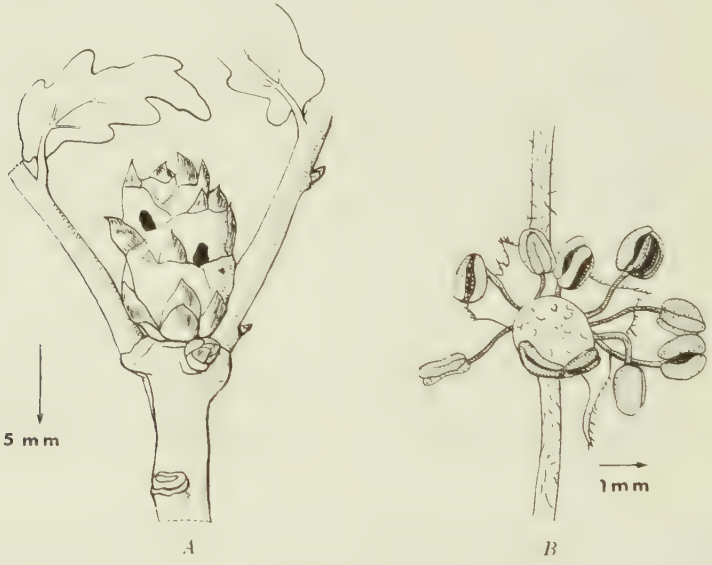


Fig. 7. — *Neuroterus aprilinus*, galles.
A : forme sexuée; *B* : forme agame *(= schlechtendali)*.

Galles : isolées, ou parfois concrescentes, dans un bourgeon le plus souvent végétatif, mais parfois aussi dans un bourgeon floral aux dépens du ou des chatons mâles (mars, avril) (fig. 7 *A*).

Sortie de l'insecte : fin mars, avril, c'est-à-dire très peu après que la galle est visible.

Accouplement : assez fréquemment, mais irrégulièrement, observé en tube d'élevage.

Ponte : assez souvent observée, à l'extérieur, dans de gros bourgeons. En tube d'élevage, elle est difficile à obtenir. L'animal s'y efforce fréquemment mais réalise rarement l'opération. Le plus souvent, l'animal en ponte se dispose avec la tête vers la base du bourgeon.

2° *Observations concernant* Neuroterus schlechtendali *(f. a.).*

Plantes-hôtes : comme pour la précédente.

Galle : très petite, environ 1,5 mm, située sur les chatons mâles, mûre et caduque en fin avril - début mai (cependant, il nous est arrivé d'en récolter dès le 10 avril; Rennes) (fig. 7 *B*).

Sortie de l'insecte : fin août - début septembre.

Ponte : facile à observer en tube d'élevage ou à l'extérieur. L'insecte pond en se plaçant la tête vers la base du bourgeon (pl. IV *F*). Les œufs sont retrouvés près du cœur du bourgeon, entre les jeunes feuilles embryonnaires, fixés à celles-ci par leurs pédoncules.

3° *Expériences réalisées avec* Neuroterus schlechtendali.

Cet insecte est assez délicat à utiliser expérimentalement, car il est très petit, de 0,8 mm à 1,25 mm, et sa longévité est très courte.

Nous déposons 82 individus, en août et septembre, isolément ou en groupe, sur 30 rameaux de chêne pédonculé ou de chêne pubescent, protégés au moins deux mois avant la période de sortie, et jusqu'en mai suivant. Deux de ces rameaux nous offrent les résultats ci-dessous:

Tableau XIII

Expérience n°	Arbre-hôte	Insectes utilisés		Insectes obtenus		
		Forme *N. schlechtendali*		Forme *N. aprilinus*		
		Date	Nombre d'insectes utilisés	Galles obtenues	Insectes	
					Sexe	Sortie
1.	*Q. pubescens.*	20 au 24 VIII.	6 ♀	1	1 ♀	26 IV
2.	*Q. pedunculata.*	23 VIII.	2 ♀	4	3 ♀	8 V

Sur les autres rameaux, rien de remarquable n'est observé (plusieurs meurent en cours d'expérience).

4° *Expériences réalisées avec* Neuroterus Aprilinus.

Elles sont aussi assez difficiles à entreprendre, car il faut pouvoir offrir à l'insecte, en avril, des bourgeons à fleurs non éclos, si bien que la période d'activité de l'insecte et celle de réceptivité des bourgeons coïncident très fugacement. Par souci de rapidité, nous mettons souvent en expérience des femelles ayant été en présence de mâles, mais sans que leur fécondation ait pu être contrôlée, ce qui explique peut-être certains résultats négatifs. Sur 7 expériences entreprises, 3 donnent les résultats suivants :

Tableau XIV

Insectes utilisés			Insectes obtenus	
			N. schlechtendali	
Expérience n°	Dates	*N. aprilinus.*	Nombre de galles obtenues	Dates
1.	16 IV	6 ♀	1	V
2.	17 IV	2 ♀	86	V
3.	17 IV	4 ♀	29	V

L'expérience n° 1 est réalisée sur un rameau de *Quercus pubescens* protégé deux mois auparavant. Les expériences n° 2 et n° 3 sont réalisées sur rameaux de *Quercus pedunculata* non isolés auparavant, mais dans ce cas nous vérifions que les rameaux voisins des mêmes arbres ne portent pas de galles de la forme *N. schlechtendali.* Il peut être noté que la formation de la galle de cette forme est très rapide : moins de trois semaines après une ponte par *Neuroterus aprilinus,* on peut obtenir des galles pouvant être récoltées.

Conclusion. — Ces résultats apportent *la preuve* du lien spécifique existant entre *Neuroterus aprilinus* (Giraud, 1859), forme sexuée, et *Neuroterus schlechtendali* Mayr, 1871, forme agame. L'espèce doit être officiellement désignée par la première de ces appellations.

Remarques. - Le déroulement du cycle de développement de cette espèce se distingue assez nettement de celui des *Neuroterus* voisins, en particulier des trois autres espèces coexistantes, ainsi qu'il résulte du tableau comparatif suivant (tabl. XV) :

Les deux étapes du cycle sont donc, à peu près, en complet déphasage avec celles des autres *Neuroterus.*

D'autre part, les individus des deux formes *(schlechtendali* et *aprilinus)* sont très différents, en taille d'abord (la première 2 à 3 fois plus petite que la seconde), et dans certains caractères morphologiques

Tableau XV

Formes sexuées			Formes agames			
Appellation	*Galle sur*	*Sortie*	*Appellation*	*Galle sur*	*Maturation*	*Sortie*
vesicatrix	feuille	V	*numismalis*	feuille	Eté	II_2-III_2
albipes	feuille	V	*læviusculus*	feuille	Eté	II_2-III_2
quercus-baccarum	feuille, chaton	V	*lenticularis*	feuille	Eté	II_2-III_2
aprilinus	bourgeon	III-IV	*schlechtendali*	chaton ♂	IV-V	$VIII_1$-IX_1

importants en taxonomie, par exemple : griffe du tarse simple dans la forme sexuée, dentée dans la forme agame, comme le note déjà Kieffer (1897-1901). Par là aussi, cette espèce se place un peu à part dans le genre *Neuroterus*. En effet, dans les autres espèces, la dissemblance entre les formes sexuée et agame est moins accusée.

II. — L'HÉTÉROGONIE D'*ANDRICUS URNAEFORMIS* (Boyer de Fonscolombe, 1832) Mayr, 1870-1871

La forme sexuée dans cette espèce est supposée être *Andricus sufflator* Mayr, 1882. A sa description d'*A. sufflator*, Mayr ajoute en effet « scheint die sexuelle form von *Andricus urnaeformis* zu sein ». Depuis lors, cette remarque sans affirmation n'a pas été dépassée. De plus, Ionescu, dans sa monographie (1957), a signalé la présence d'*A. sufflator* et non celle d'*A. urnaeformis*. Nous avons essayé de vérifier le lien spécifique, supposé unir ces deux formes.

1° *Observations concernant* Andricus urnaeformis *(f. a.)*.

Plante-hôte : *Quercus pubescens* (La Rochelle, Royan).

Galles : vertes, plus ou moins teintées de rouge, en urnes cylindriques de 3 à 4 mm de hauteur, fixées en série sur la nervure principale hypertrophiée, à la face inférieure, très rarement à la face supérieure, d'une feuille recroquevillée de rameau d'été (exceptionnelle-

ment, nous avons vu des galles directement attachées au rameau; Royan, 1960). La galle est visible du début juillet à l'automne. Finalement, elle se détache.

Sortie de l'insecte : fin mars à début avril de l'année suivante ou (pour les 5/6 du total) de la deuxième année suivante.

Ponte : en bourgeon végétatif.

2° *Observations concernant* Andricus sufflator *(f. s.)*.

Plante-hôte : *Quercus pubescens* (La Rochelle).

Galle : dans l'épaisseur même de la feuille, apparaissant comme un disque elliptique légèrement renflé d'environ 2,4 mm de grand diamètre, 1,8 mm de petit diamètre et 1 mm d'épaisseur, orné d'une petite verrue à la face inférieure, visible en mai.

Sortie de l'insecte : fin mai à début juin.

Accouplement : assez fréquemment, mais irrégulièrement observé en tube d'élevage.

Ponte : en bourgeon d'été en débourrement. L'insecte se dispose la tête orientée vers la base du bourgeon.

3° *Expériences concernant la descendance* d'Andricus urnaeformis.

Des individus sont déposés, séparément, sur des rameaux protégés depuis un à plusieurs mois auparavant. Sur les 10 femelles agames utilisées, six donnent les résultats suivants :

Tableau XVI

Insectes utilisés Forme *urnaeformis.* Agames n°	Insectes obtenus	
	Type des galles	Insectes libérés *sufflator*
1	*Sufflator*	16 ♂
2	*Id.*	16 ♂
3	*Id.*	95 ♂
4	*Id.*	9 ♀
5	*Id.*	23 ♀
6	*Id.*	36 ♀

4° *Expériences concernant la descendance d'Andricus sufflator.*

Avec les individus obtenus ci-dessus, d'origine expérimentale, 15 accouplements sont réalisés. Les femelles fécondées sont déposées, séparément, sur des rameaux protégés trois mois ou plus auparavant, et montrant des bourgeons d'été. Sur un de ces rameaux apparaissent quelques jeunes galles de type *urnaeformis*, en voie de croissance. Cependant, ces galles ne se développent pas complètement, en raison de la mort des feuilles qui les portent et, en conséquence, aucun insecte n'en est obtenu.

Conclusion. — L'ensemble de nos expériences se solde par un résultat incontestable sur le lien unissant *Andricus urnaeformis* (de Fonscolombe, 1832) Mayr, 1870-1871, forme agame, et *Andricus sufflator* Mayr, 1882, forme sexuée. L'espèce doit donc être désignée sous la première de ces appellations. Ce résultat apporte une *confirmation définitive* à la présomption de Mayr.

III. — LA FORME ALTERNANTE SEXUÉE DE *CYNIPS AGAMA* Hartig, 1840

Le genre *Cynips* L. comprend, dans nos régions, 5 espèces formant un groupe assez homogène qui se présente ainsi :

Tableau XVII

Formes agames		Formes sexuées	
Appellations	*Galles*	*Appellations*	*Galles*
folii *longiventris* *divisa* *disticha*	morphologiquement très différentes bien que de structures comparables.	*taschenbergi* *substituta*	très semblables ; situées sur un bourgeon dormant du tronc, rarement sur un bourgeon adventif de rameau jeune.
		verrucosa *indistincta*	verte ou rougeâtre / verdâtre } très semblables ; situées sur rameau en développement.
agama		?	?

La différenciation morphologique des insectes, en particulier des sexués, est très faible. Elle a d'ailleurs été longtemps méconnue, mais elle est maintenant établie, dans la Monographie de Eady et Quinlan (1963). En pratique cependant, le critère de distinction des espèces le plus sûr réside dans la morphologie des galles des formes agames.

L'espèce *Cynips agama,* qui nous intéresse ici, est effectivement la forme agame d'un 5e *Cynips* dont on ignore la forme sexuée. Cependant, en utilisant les caractères de la galle et des adultes de la forme agame, Kinsey (1929) présumait que « *the alternating bisexual insect may be expected to inhabit a small cell-like gall in buds or on the leaves of oak* ».

1° *Observations concernant* Cynips agama *(f. a.).*

Plante-hôte : *Quercus sessiliflora* (Rennes).

Galle : assez rare, située sur une nervure latérale à la face inférieure des feuilles. C'est une petite sphère, blanc jaunâtre, d'environ 4 mm de diamètre, aplatie et embrassant la nervure, à surface verruqueuse (fig. 8 *A*).

Cette galle est visible de juillet à octobre, et finalement caduque.

Sortie de l'insecte : en novembre et surtout décembre et parfois janvier de l'année suivante. (Dans les espèces voisines *C. divisa* et *C. disticha,* nous rencontrons assez souvent des exemplaires des variétés nordiques très foncées, dénommées respectivement « *atradivisa* » et « *atradisticha* ». Nous n'avons pas rencontré de variété comparable pour *C. agama.*)

Ponte : assez rarement observable en tube d'élevage. L'insecte pique des bourgeons végétatifs, sa tête étant dirigée vers le sommet du bourgeon. Des bourgeons adventifs de rameaux des années précédentes sont parfois choisis.

2° *Expériences concernant la reproduction de* Cynips agama.

Elles consistent à déposer, séparément, des femelles agames sur des rameaux de chêne sessile, protégés un mois avant la date normale de sortie de l'espèce et des deux espèces voisines ci-dessus.

Nos expériences échouent le plus souvent malgré l'utilisation de plusieurs dizaines d'insectes. Nous devons les reprendre cinq années de suite pour obtenir enfin les résultats suivants :

Tableau XVIII

Forme *agama*			Forme nouvelle				
			Galles obtenues			*Insectes*	
Expérience n°	*Insectes utilisés*	*Date*	Nb.	Emplacement	Apparition	Sortie	Sexe et nombre
1.	1 ♀	9-XII	3	Bourgeon du rameau de l'année précédente.	V	8/22-V_2	3 ♂
2.	1 ♀	16-XII	3	2 sur bourgeon du rameau de l'année précédente, 1 à la place d'une feuille.	V	7-V_2	3 ♂
3.	1 ♀	18-XII	3	1 sur feuille, 2 sur bourgeon du rameau de l'année précédente.	V	15-V_2	3 ♀

Conclusion. — Par un moyen expérimental, nous découvrons *la galle et les insectes de la forme sexuée* de cette espèce. Nous proposons de lui attribuer le nom de *Cynips agama* Hartig, forme sexuée *mailleti* (1) f. n.

3° Description de la galle de la forme mailleti *f. n.*

Emplacement : sur une feuille, à l'extrémité d'une nervure, ou sur un rameau de l'année à l'emplacement d'une feuille ou, le plus souvent, dans des bourgeons adventifs de rameaux de l'année précédente.

Caractères morphologiques : les galles sont subcylindriques ou ovoïdes allongées. La longueur varie de 2 à 4,2 mm (ce dernier cas correspond à la figure 8 *B*), et la plus grande largeur de 1 à 1,6 mm. Elles sont uniloculaires. L'orifice de sortie de l'adulte est latéral, dans la portion distale; il mesure 0,65 à 1 mm de diamètre. (Il n'y a pas de relation entre la taille de la galle et le sexe de l'insecte contenu.)

La couleur est soit gris verdâtre, soit brun pourpré, soit verdâtre dans la partie inférieure et rougeâtre dans la partie supérieure. La surface est couverte de menues vésicules hyalines.

(1) Dédiée à M. P. L. Maillet, Professeur à la Faculté des Sciences de Rennes.

FIG. 8. — *Cynips agama*, galles.
A : forme agame; *B* : forme sexuée (= *mailleti*, f. n.).

4° *Description des adultes de la forme* mailleti *f. n.*

a) ***Femelle.*** — CORPS entièrement noir; longueur (sans ailes ni antennes) : 2,25 mm.

TÊTE : non élargie en arrière des yeux. — Tégument : coriacé, modérément velu, surtout les joues. — Mandibules : jaune orangé, dents noires, palpes buccaux jaunâtres. — Antennes : brun foncé, finement velues, en 14 articles, les deux premiers étant plus clairs par place.

THORAX : *Pronotum :* modérément velu. — *Mesoscutum :* lisse, brillant, avec quelques poils tournés vers l'arrière, sur les côtés et le long des sillons parapsidaux, ceux-ci complets et nets. — *Scutellum :* rugueux, velu; dépression scutellaire en gouttière, lisse, bordée antérieurement par la carène transversale de la suture mésoscuto-scutellaire. — *Mesopleures :* brillants, lisses, presque complètement glabres (à l'exception de quelques rares poils vers le bas et sur les côtés). — *Metanotum :* velu. — *Pattes :* jaunes, sauf coxa, trochanter en partie, région proximale du fémur et dernier article du tarse qui sont bruns; griffes du tarse munies d'une dent basale. — *Ailes :* munies de poils, cellule radiale ouverte; veine Rs2 épatée légèrement distalement et n'atteignant pas tout à fait le bord de l'aile; aréole visible.

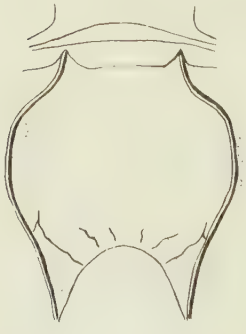


FIG. 9. — *Cynips agama*, f. s. *mailleti* (f. n.) : Carènes du segment médiaire.

ABDOMEN. — *Segment médiaire :* deux carènes longitudinales, très régulièrement courbes, écartées antérieurement à leur point de contact avec la suture métanotale (l'écartement étant là d'environ la moitié de l'écartement maximal des deux carènes) (fig. 9). Espace compris entre

ces carènes, brillant, lisse avec quelques sculptures, glabre. Espace extérieur aux carènes, velu. — *Abdomen s. s.* légèrement velu à l'avant, dorsalement et latéralement. — Epine hypopygiale : courte, munie de poils formant une touffe.

b) **Mâle.** — Corps entièrement noir; longueur (sans ailes ni antennes) : 2,25 mm. Mêmes caractères que la femelle avec :

Antennes : 15 articles, les deux premiers plus clairs dorsalement.

Pattes : articles du tarse un peu plus brunis.

5° *Situation de l'espèce* Cynyps agama *à l'intérieur du genre.*

En ce qui concerne la forme agame, *C. agama* se rapproche plutôt de *C. divisa* et *C. disticha* par la structure de la galle (Kinsey, 1929), mais il se rapproche plus nettement de *C. folii* et *C. longiventris* par la morphologie des adultes (Eady et Quinlan, 1963). Ces rapprochements sont-ils corroborés par la forme sexuée ?

La galle ne porte pas, sur sa surface, des poils écailleux serrés, comme celles des formes *taschenbergi* et *substituta*. Par contre, elle est couverte de petites vésicules hyalines et se trouve ainsi très voisine de celles des formes *verrucosa* et *indistincta*. Elle peut être verdâtre comme celle de la dernière, ou rougeâtre comme celle de la première, ou même montrer ces deux colorations côte à côte. Elle peut être située sur une feuille ou à la place d'une feuille d'un rameau de l'année tout comme celle de ses deux voisines. Mais, de plus, et ceci fait son originalité, la galle de la forme sexuée de *C. agama* peut se développer sur un bourgeon adventif d'un rameau ancien, comme c'est le cas pour les formes sexuées *substituta* et *taschenbergi*.

Par sa galle, la forme sexuée *mailleti* de *C. agama* se situe bien au voisinage de celle de *C. divisa*, ce qui réalise la prévision de Kinsey, mais cependant montre des points d'implantation plus variés.

Les insectes de la forme sexuée de *C. agama* se rapprochent par contre plus franchement de leurs homologues des espèces *C. divisa* et *C. disticha*. Notons au préalable que, vu l'identité des galles qui renferment ces trois formes, *il est nécessaire de les obtenir expérimentalement*, pour prétendre les comparer en toute certitude.

Nous réalisons donc la reproduction contrôlée de *C. divisa*, pour obtenir la forme *verrucosa*, et celle de *C. disticha*, pour obtenir la forme *indistincta*. Dans ce dernier cas, nous confirmons complètement, pour la première fois, les résultats de Docters Van Leeuwen (1947) et de Niblett (1948). Ces trois formes sexuées sont voisines par le caractère suivant : les carènes du segment médiaire sont complètes, alors qu'elles ne le sont pas pour les formes sexuées de *C. folii* et *C. longiventris*. La forme nouvelle *mailleti* peut être distinguée des formes *verrucosa* et *indistincta*, par le fait que les carènes sont écartées antérieurement (d'un espace égal à la moitié de l'écartement maximal),

alors qu'elles sont peu distantes dans les deux autres formes (d'un espace égal environ au tiers de l'écartement maximal). De plus, le dessin de ces carènes est plus largement courbe (fig. 9).

En résumé, Cynips agama montre, dans l'ensemble de ses caractères, un mélange de traits qui l'apparentent tantôt à l'un, tantôt à l'autre des groupes d'autres espèces du genre. Cependant, compte tenu de la primauté à accorder à la forme sexuée, *l'espèce montre davantage d'affinités avec C. divisa et C. disticha.*

IV. — LA FORME ALTERNANTE D'*ANDRICUS GIRAUDIANUS* Dalla Torre et Kieffer, 1910

La forme *sexuée* de cette espèce est *réputée inconnue.* La forme agame, *A. giraudianus,* est assez voisine de celle de l'espèce *A. Callidoma,* et ce voisinage a donné lieu pendant plus d'un siècle et encore actuellement à une *série de confusions,* comme l'atteste la chronologie des appellations successives des deux espèces.

ANDRICUS CALLIDOMA

1679. Description de la galle, Malpighi, *Anat. Plant.,* 2, p. 33, pl. 12, fig. 40 *M.* — 1794. *Cynips gallae-pistilliformis,* in Anthoine, *J. Phys. Chim. Hist. Nat., 1,* p. 39, pl. 2, fig. 15. — 1849. *Cynips callidoma,* in Hartig, *Zeits. Ent., 3,* p. 336. — 1881. *Aphilothrix callidoma,* in Adler, *Zeits. Wiss. Zool., 35,* p. 181, pl. 4, fig. 11. Cependant, Adler a cru expérimenter avec l'espèce suivante, ainsi que le prouve la référence qu'il fit à la description de Giraud. — 1882. *Andricus callidoma,* in Mayr, *Eur. Arten. Gall. Cynip.,* p. 21. — 1882. *Andricus giraudi,* in Wachtl, *Wien. Ent. Zeit., 1,* p. 295. — 1900. *Andricus giraudi,* in Kieffer, *Monographie Cynip. Eur. Alg., 1,* p. 460. — 1907. *Andricus giraudi,* in Houard, *Zoocécidies Eur. Médit., 1,* p. 244. — 1910. *Andricus callidoma,* in Dalla Torre et Kieffer, *Cynipidae,* p. 487. — 1958. *Andricus callidoma,* in Ionescu, *Cynipinae,* p. 156. [Mais l'illustration empruntée par cet auteur à *Nouvelles Arch. du Muséum, Paris,* 4e série, Mémoires, *9,* pl. 17, représente justement, du fait d'une confusion de Giraud, la galle de l'espèce suivante.]

ANDRICUS GIRAUDIANUS

1679. Description de la galle, Malpighi, *Anat. Plant., 2,* p. 35, pl. 14, fig. 44. — 1859. *Cynips callidoma,* in Giraud, *Verh. Zool. Bot. Ges-Wien, 9,* p. 348. — 1870. *Aphilothrix callidoma,* in Mayr, *Mittel-Europaeischen Eichen Gallen,* p. 25, pl. 4, fig. 33. — 1882. *Andricus callidoma* in Mayr, *Eur. Art. Gall. Cynipiden,* p. 24. — 1901. *Andricus callidoma,* in Kieffer, *Monographie Cynip. Eur. Alg., 1,* p. 492. — 1907. *Andricus callidoma,* in Houard, *Zoocécidies Eur. Médit., 1,* p. 237. — 1910. *Andricus giraudianus* Nom. nov., in Dalla Torre et Kieffer, *Cynipidae,* p. 499. — 1958. *Andricus giraudianus,* in Ionescu, *Cynipinae,* p. 166.

La confusion initiale est due à Giraud (1859), qui crut décrire l'espèce de Hartig (1841) alors qu'il s'agissait d'une deuxième espèce. Cette confusion abusa à son tour Adler. Mayr découvrit l'erreur sans y mettre ordre. Le trouble s'aggrava de l'introduction, par Wachtl, d'une troisième appellation spécifique (*giraudi*), utilisée ensuite par Kieffer, puis Houard. L'ouvrage de Dalla Torre et Kieffer apporta la solution à ce problème en abandonnant l'appellation surnuméraire (*giraudi*), en conservant celle de « *callidoma* » à la première espèce ainsi nommée, et en appelant la deuxième *giraudianus*. Malheureusement, l'introduction inutile du terme « *giraudi* » fait que certains auteurs ont cherché à distinguer des galles d'*A. callidoma* et des galles d'*A. giraudi*, ce qui, à notre avis, ne correspond pas à une réalité.

Afin de délimiter ces deux espèces, et de bien préciser celle avec laquelle nous avons expérimenté, nous ferons quelques remarques personnelles sur *A. callidoma*, avant d'étudier *A. giraudianus* et sa reproduction plus en détail.

A. — ANDRICUS CALLIDOMA (Hartig, 1841) *(forme agame)*

Plante-hôte : *Quercus pedunculata* (Rennes, Dinard, Vannes).

1° Galle.

Elle est verte mais parfois fortement teintée de rouge. Elle est fusiforme et comprend :

— un pédoncule de longueur très variable;

— une région médiane renflée, ornée de côtes longitudinales souvent rouges, au nombre de 5 ou 6, rarement plus;

— un prolongement conique.

La longueur totale est de 7 à 22 mm. La longueur du pédoncule varie du 1/5 à la moitié de la longueur totale. Le prolongement conique est parfois bien séparé du renflement médian, parfois peu distinct de celui-ci ou même à peine remarquable (fig. 10 *A*).

La galle est réputée glabre, et c'est ce caractère qui a été choisi pour la distinguer de celle d'*A. giraudianus*. En réalité, elle montre quelques poils blancs, orientés vers la base de la galle, dispersés sur la surface, sauf au sommet où une couronne de poils blancs, serrés, cerne un bouton terminal glabre.

Elle prend naissance, sur *Q. pedunculata*, aux dépens d'un bourgeon, à l'aisselle d'une feuille, ou encore plus souvent aux dépens d'un bourgeon d'un et même deux ans. Elle peut être vue dès mai, plus souvent

en juin et juillet, parfois en août et même en fin septembre. (C'est cette apparition au printemps ou en été qui permet habituellement de ne pas confondre cette galle avec celle de l'espèce *A. malpighi*, avec qui elle a aussi été confondue, mais qui n'apparaît qu'en automne.)

Nous pensons que la grande diversité morphologique des galles d'*A. callidoma* explique, au moins en partie, les confusions auxquelles elle a donné lieu, d'autant plus qu'il existe un grand nombre de galles attaquées et déformées par des parasites ou commensaux.

2° *Insectes.*

Sortie : en février ou mars de l'année suivante.

Caractères morphologiques. — Taille, 3,8 mm; couleur générale de la tête et du thorax : jaune un peu sombre.

Tête : élargie en arrière des yeux; jaune, mais pourtour des antennes, alentours des ocelles, labre, cadre buccal, occiput, noirs. — Tégument : coriacé, velu. — *Antennes :* 14 articles, parfois 15 par division du dernier; brunes, sauf le premier article ventralement et partie distale des 4 ou 5 premiers, jaunâtres; premier article, une fois et demie large comme le deuxième.

Thorax : entièrement velu, jaune, sauf ventralement noir; sutures noires. — *Pronotum :* jaune latéralement, noir médio-dorsalement. — *Mesoscutum :* coriacé; sillons parapsidaux nets, très finement bordés de noir; de part et d'autre, une bande noire déprimée (rarement à peine noire); entre les sillons parapsidaux, deux bandes noires, parfois unies à l'avant; pubescent nettement, sauf les bandes noires latérales et le centre des bandes médianes. — *Mesopleures :* pubescents. — *Scutellum :* jaune-roux, rugueux, pubescent; fossettes scutellaires noires, lisses, brillantes. — *Metanotum :* noir; fossettes noires, pubescentes. — *Ailes :* pubescentes; cellule radiale ouverte. — *Pattes :* jaunes, mais tibias et tarses brunis; griffes du tarse munies d'une dent.

Abdomen. — *Segment médiaire :* carènes presque droites, légèrement convexes vers l'extérieur; espace interne aux carènes, noir; espace externe, jaune, pubescent. — *Abdomen s. s. :* roux, le 2e tergite au moins, noirâtre dorsalement; 2e et 7e tergite avec quelques poils (latéralement surtout); épine hypopygiale longue (plus de 10 fois plus longue que large).

B. — ANDRICUS CIRRATUS Adler
(forme sexuée de la précédente).

Nous ne rappellerons que brièvement les quelques indications nécessaires à la caractérisation de cette forme. En effet, la galle et surtout l'insecte ne risquent pas de se prêter à une confusion avec leurs homologues de l'espèce suivante, au contraire des galles et insectes des formes agames.

Plante-hôte : chêne pédonculé (Rennes).

1° Galle.

Située sur les chatons mâles (parfois peu développés) entre les étamines des fleurs; de forme ovale, assez pointue au sommet, de 2 mm de haut, 1,25 de large, portant des vestiges de sacs polliniques, de part et d'autre, sous forme de traces brunes ou nettement en relief; de couleur brun orangé assez clair, dans la région médiane, mais brun noirâtre à la base et au sommet, de surface « écailleuse », munie de très longs poils blancs de 3 et 4 mm et davantage encore, nombreux surtout dans la moitié supérieure de la galle. Ces poils constituent un feutrage cotonneux volumineux qui caractérise la galle (et masque complètement la coque de celle-ci) (fig. 10 *B*).

2° Insectes.

Caractères morphologiques principaux. — Taille : 1,5 mm.

Tête : noire, tégument coriacé, modérément pubescent. — *Antennes,* ♀ 13 articles, ♂ 15 articles, jaunes à la base, brunes au sommet.

Thorax : noir. — *Mesoscutum :* coriacé. — *Mesopleures :* lisses, brillants, légèrement striés inférieurement. — *Scutellum :* rugueux, légèrement pubescent. — *Pattes :* jaunes (un peu rougeâtres), sauf hanches postérieures, brunes proximalement.

Abdomen : noir. — *Segment médiaire :* carènes droites; espace extérieur aux carènes pubescent.

Sortie : en fin avril, début mai.

Adler (1881) a montré que, de la ponte d'*A. cirratus* femelle, résulte la galle d'*A. callidoma* quelques semaines après.

Nous pensons que les œufs pondus par les femelles de la forme *cirratus* ne se développent pas tous immédiatement. Certains doivent pouvoir se développer au printemps suivant (ce qui permettrait d'expliquer les apparitions précoces de galles d'*A. callidoma*). Nous avons en effet constaté le développement de galles de cette forme, en juin, sur des rameaux isolés depuis mars ou même depuis octobre précédents.

C. — ANDRICUS GIRAUDIANUS Dalla Torre et Kieffer, 1910.

Plante-hôte : chêne pubescent (La Rochelle).

1° *Galle.*

Elle est verte, puis brune.

Elle est fusiforme et comprend un pédoncule fin, le plus souvent recourbé de 180° à l'époque de la maturité, une partie médiane renflée contenant la chambre larvaire, et un prolongement conique parfois peu marqué.

La longueur totale est variable : de 12 à 18 mm.

La longueur du pédoncule varie du 1/4 aux 3/5 de la longueur totale.

Le pédoncule est parfois divisé en une partie basale filiforme et une région supplémentaire brusquement dilatée près de la partie médiane de la galle.

La partie médiane est ornée de côtes longitudinales nombreuses (9 à 14), parfois cependant peu marquées.

La galle dans son ensemble est couverte de nombreux poils blancs, tournés vers la base de la galle, sauf au bouton terminal, tout à fait glabre, mais d'ailleurs cerné d'une pubescence courte et dense.

Elle prend naissance aux dépens d'un bourgeon végétatif axillaire de rameau de printemps (fig. 10 *C*). Cette galle apparaît au cours de l'été. Certains exemplaires sont visibles dès juillet et se détachent dès fin août. Mais d'autres peuvent apparaître en septembre et se détacher en octobre ou début novembre. L'abondance est très irrégulière selon les années. La très grande majorité des galles est victime de parasites et commensaux. Pour obtenir avec le plus de certitude plusieurs insectes fondateurs, il faut repérer des galles en développement, les protéger sur place des parasites, surveiller leur croissance et les récolter à maturité.

En résumé, on voit que la galle d'*A. giraudianus* se distingue de la précédente, par le fait qu'elle est limitée au chêne pubescent, par son développement plus tardif d'environ trois mois, par l'absence de la couleur rouge, le nombre plus élevé de côtes, et surtout la densité de sa pubescence.

2° *Insectes.*

Sortie : en mars de la première, et surtout de la deuxième année suivante.

Caractères morphologiques. — Taille : 3,6 mm; couleur générale : rousse.

Tête : élargie en arrière des yeux; tégument coriacé, velu; jaune rougeâtre, sauf alentours des ocelles, de la base des antennes, cadre buccal, occiput et (mais pas toujours) labre, noirs. — *Antennes :* 14 articles, bruns, sauf premier article ventralement et région distale des trois premiers, un peu jaunâtres; premier article environ une fois et demie large comme le suivant.

Thorax : roux, ventralement noir; sutures noires. — *Pronotum :* latéralement roux, pubescent, médio-dorsalement noir. — *Mesoscutum :* coriacé. — Sillons parapsidaux nets; un sillon médian faiblement marqué, visible surtout postérieurement; poils sur l'ensemble du mésoscutum, mais courts et peu nombreux dans la région médio-postérieure et absents sur 4 bandes d'un roux plus accusé (dont 2 entre les sillons parapsidaux et 1 de part et d'autre) (*N. B. :* ces bandes rousses correspondent, en situation, aux 4 bandes noires de l'espèce précédente, et de l'espèce suivante). — *Scutellum :* rugueux, velu; fossettes scutellaires noires, lisses, brillantes. — *Mesopleures :* pubescents. — *Metanotum :* noir; fossettes pubescentes. — *Ailes :* pubescentes; cellule radiale ouverte. — *Pattes :* jaunes, sauf trochanters, tibias, tarses, brunis surtout aux 4 pattes postérieures.

Abdomen. — *Segment médiaire :* carènes droites; espace intérieur aux carènes, noir; espace externe, jaune. — *Abdomen s. s. :* roux, mais noir sur le dessus; 2e tergite avec quelques poils latéralement; 7e tergite avec quelques poils; épine hypopygiale longue : 8 à 9 fois plus longue que large.

3° *Observations sur la ponte d'*A. giraudianus.

Des femelles déposées sur des rameaux de divers chênes en cristallisoir, montrent les réactions suivantes :

— une majorité d'individus ne manifeste aucune attirance pour les rameaux;

— quelques femelles piquent et pondent dans les bourgeons floraux de *Quercus pubescens*, mais aussi de *Q. pedunculata* (pl. IV, *B*). Ces mêmes femelles ne piquent pas de bourgeons végétatifs. Les œufs pondus sont retrouvés, par dissection des bourgeons, sous la dernière feuille embryonnaire, au contact des anthères.

4° *Expériences concernant la reproduction d'*A. giraudianus.

Des femelles sont déposées sur des rameaux de chêne pubescent ou de chêne pédonculé, supposés porteurs de bourgeons floraux. Pour éviter toute confusion, ces rameaux sont isolés de l'extérieur deux mois avant la sortie des adultes de cette espèce, et aussi des nombreuses autres espèces d'*Andricus* qui pondent dans les inflorescences mâles embryonnaires du chêne. Dix-huit expériences mettant en jeu 23 femelles sont entreprises, seize ne fournissent aucun résultat pour des motifs variés (absence des bourgeons à fleurs espérés, destruction par agents extérieurs, débourrement trop hâtif des bourgeons). Par contre, deux expériences nous fournissent les résultats suivants (tabl. XIX) :

Tableau XIX

Expériences	Forme agame A. giraudianus		Forme sexuée obtenue					
			Galles			*Insectes*		
	Nombre de ♀ utilisées	Date	Apparition	Récolte	Nombre	Sortie	Nombre	Sexe
N° 1, chêne pubescent, La Rochelle.	2	9 IV	?	18 V	5	29 V	2	♂
N° 2, chêne pédonculé, Dinard.	1	6 IV	6 V	26 V	148	4 VI	96	♂

Conclusion. — Ces expériences nous permettent de découvrir la galle et le mâle de la forme sexuée associée à *A. giraudianus*.

*D. — LA FORME SEXUÉE D'*A. GIRAUDIANUS

1° Galle.

Elle se retrouve sur les inflorescences mâles, dans une fleur, à l'endroit d'un épaississement du pédoncule du chaton.

Elle est brun jaunâtre, un peu noirâtre à la base. Elle est ovoïde, renflée. L'apex est terminé en bec, c'est-à-dire montre une pointe busquée, dissymétrique, rabattue vers un méridien de la galle.

Elle porte deux traces de sacs polliniques noirâtres, en doubles bourrelets plus ou moins nets. Une de ces traces, du côté où est tourné le bec apical, est souvent beaucoup plus longue.

La galle est couverte de poils courts raides, nombreux « en brosse » (plus courts et moins nombreux sur *Q. pedunculata* que sur *Q. pubescens*) (fig. 10 *D*).

Dimensions : environ 2,4 mm de longueur, 1,2 mm de plus grand diamètre.

P. S. — Des galles semblables à celles-ci sont récoltées naturellement, mais rarement, sur *Q. pubescens*. Localité : La Rochelle.

2° Insectes.

Mâle (seule catégorie obtenue) : *Andricus giraudianus* (f. s.).

Taille (sans antennes ni ailes) : 1,75 mm.

Tête : jaune, sauf l'espace interocellaire, noirâtre; plus large que le thorax; un peu plus large que haute (dans le rapport 1/0,9); yeux noirs; espace interoculaire (au niveau des antennes) égal à la hauteur de l'œil ou rarement à peine plus large; dents des mandibules, brun-rouge. — Tégument : coriacé, pubescent modérément entre antennes et mandibules. — *Antennes :* 15 articles, les deux premiers jaunes, les autres brunis; le 3e article distinctement courbé. Longueur des articles (en mm) : 0,15, 0,1, 0,175, 0,112, puis 0,1 mm pour tous les suivants, sauf l'avant-dernier : 0,11; largeur : un peu plus de 0,055 mm.

Thorax : jaune, sauf ventralement, noirâtre; poils dispersés. — *Mesoscutum :* tégument coriacé; sillons parapsidaux nets. — *Scutellum :* rugueux, légèrement velu, montrant des sculptures en réseau postérieurement; fossettes scutellaires distinctes, lisses. — *Mesopleures :* lisses, légèrement velus postérieurement. — *Metanotum :* pubescent. — *Pattes :* jaunes, sauf tibias postérieurs et griffes du tarse, brunis; modérément pubescentes; griffes du tarse avec dent basale. — *Ailes :* pubescentes, ciliées; cellule radiale ouverte; cubitus ordinairement bien tracé (mais pas toujours) jusqu'à la veine transverse basale; aréole parfois empâtée ou mal distincte.

Abdomen. — *Segment médiaire :* carènes longitudinales nettes, convexes vers l'extérieur; espace extérieur aux carènes, pubescent. — *Abdomen s. s. :* couleur brun chatain, lisse, brillant, plus clair latéralement sur le premier tergite.

3° Conclusions.

La galle et les insectes mâles de la forme sexuée que nous obtenons expérimentalement démontrent l'*hétérogonie* de l'espèce *Andricus giraudianus*. Un rapprochement s'impose entre cette forme sexuée et celle qui a été décrite par Giraud (1859) sous le nom d'*Andricus amenti*, et qui, depuis lors, n'a pu être reliée à aucune forme agame.

E. — *COMPARAISON ENTRE* ANDRICUS AMENTI Giraud *ET LA FORME SEXUÉE D'*A. GIRAUDIANUS

La galle d'*A. amenti* (collection Giraud, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris) est très proche de la nôtre. Elle n'en diffère légèrement que par sa forme, moins globuleuse, plus régulièrement rétrécie vers le haut et par son sommet, plus grossièrement sculptée. Les exemplaires de Giraud furent récoltés sur *Quercus pubescens*.

Les insectes mâles d'*A. amenti* (collection Giraud, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et diagnose, Giraud, 1859) ne sont pas distincts de ceux que nous obtenons expérimentalement.

En conclusion, nous *admettons* que la forme sexuée hétérogonique d'*Andricus giraudianus* que nous mettons en évidence correspond à *Andricus amenti* Giraud, 1859.

De toute façon, la forme alternante d'*Andricus giraudianus* D. T. et K. 1910 *distingue définitivement cette espèce* de l'espèce *Andricus callidoma* (Hartig, 1841) Mayr, 1882.

V. — UN NOUVEAU CAS D'HÉTÉROGONIE

Les recherches que nous effectuons au sujet *d'Andricus callidoma* et *Andricus giraudianus* nous amènent à découvrir une autre galle assez voisine de celles de ces deux espèces. Cette galle, inconnue auparavant, bien que d'aspect assez spectaculaire, correspond également à une forme agame.

A. — LA FORME AGAME NOUVELLE

Plante-hôte : *Quercus pubescens* (La Rochelle).

1° Galle.

Elle a la forme d'un fuseau très renflé, tout à fait sessile, et portant un prolongement pointu très court. Elle est verte, mais montre 8 côtes longitudinales complètes d'un rouge profond, et parfois 1 ou 2 côtes surnuméraires incomplètes.

Longueur totale : 6 à 9 mm; diamètre maximal : 3 à 5 mm.

La galle encore jeune montre quelques poils blancs tournés vers le bas, assez rares et dispersés, sauf sur le prolongement terminal où ils sont très serrés (fig. 10 *E*).

Elle se forme aux dépens d'un bourgeon de l'année, en juin. Elle est très peu abondante. Nous en récoltons 21 exemplaires en six ans, tous, sauf un, sur de très jeunes arbres de quelques décimètres de hauteur seulement. De plus, les trois quarts sont victimes de commensaux !

2° *Insectes.*

Sortie des adultes : en mars ou début avril de l'année suivante.

Caractères morphologiques. — *Taille :* 3,9 mm (sans antennes ni ailes).

Tête : élargie en arrière des yeux, aussi large que le thorax, jaune, sauf le labre, le cadre buccal, les environs immédiats des antennes et des ocelles et l'occiput, noirs; tégument légèrement coriacé, couvert d'une pubescence blanche. — *Antennes:* 14 articles, d'un brun foncé, le premier jaunâtre ventralement et les deux suivants un peu jaunâtre distalement. Le premier article est large une fois et quart comme le suivant.

Thorax : dans l'ensemble, jaune un peu orangé, mais ventre et sutures noirs. — *Pronotum :* sur les côtés, jaune, pubescent; médio-dorsalement noir. — *Mesoscutum :* coriacé, sillons parapsidaux nets, finement bordés de noir de chaque côté; de part et d'autre des sillons parapsidaux, une bande noire ou rousse, légèrement en creux, glabre; entre les sillons, deux bandes noires interrompues à l'avant durant un court espace, et un sillon médian parfois tronçonné, marqué dans la moitié postérieure; modérément velu à l'avant, les deux tiers postérieurs presque glabres, mais des poils le long des sutures externes et des sillons parapsidaux. — *Scutellum :* rugueux, velu, fossettes noires, lisses, brillantes, nettement séparées. — *Mesopleures :* pubescents. — *Ailes :* pubescentes, cellule radiale ouverte. — *Pattes :* jaunes, mais trochanter antérieur en partie, trochanters moyens et postérieurs en entier, tibias, surtout le moyen et le postérieur, et dernier article des tarses, noirs. Griffe du tarse avec dent basale.

Abdomen. — *Segment médiaire :* noir entre les carènes, jaune à l'extérieur; carènes longitudinales droites. — *Abdomen s. s. :* rouge brunâtre, noir dorsalement; 2e tergite légèrement pubescent latéralement, les autres lisses et brillants; épine hypopygiale longue (9 fois plus longue que large).

Nous proposons de donner à cette forme agame le nom d'*Andricus alniensis* * f. n.

3° *Comparaison des trois formes agames :*

Andricus callidoma (Hartig), *Andricus giraudianus* D. T. et K., et *Andricus alniensis* f. n.

Ces trois formes sont voisines, mais outre les caractères de leurs galles respectives peuvent être distinguées par les détails morphologiques suivants :

A. giraudianus montre sur le mésoscutum des bandes rousses là où les deux autres espèces sont (au moins dans la région médiane) colorées en noir.

A. alniensis est presque privé de pubescence sur la région postérieure du mésoscutum, au contraire des deux autres espèces.

A. callidoma ne montre pas de sillon médian à l'arrière du mésoscutum ou seulement une ébauche qui est loin d'atteindre le niveau des bandes noires.

* Du nom de son lieu de découverte, l'Aunis, province de la Rochelle.

*B. — OBSERVATIONS CONCERNANT LA PONTE D'*A. ALNIENSIS *f. n.*

Des adultes sont mis en présence, en cristallisoir, de rameaux de *Quercus pubescens, Q. pedunculata. Q. ilex, Q. cerris*, porteurs ou non de bourgeons florifères. Aucun des insectes ne manifeste le moindre intérêt. Aucune observation ne peut être faite non plus en déposant ces insectes sur de jeunes arbres.

*C. — EXPÉRIENCES CONCERNANT LA REPRODUCTION D'*A. ALNIENSIS *f. n.*

Nous avons pensé que cette espèce pouvait se reproduire de deux manières possibles : soit par l'intermédiaire d'une génération sexuée se développant dans des galles de printemps, sur feuilles ou chatons, soit directement sous sa propre forme, sans génération sexuée, comme il est admis pour *Andricus quadrilineatus* par exemple.

Nous avons donc utilisé ainsi les 5 individus que nous avons pu obtenir au total :

Tableau XX

Expérience n°	Plantes utilisées	Forme agame *A. alnienis*		Forme sexuée obtenue				
				Galles			*Insectes*	
		Nombre de ♀ utilisées	Date	Apparition	Récolte	Nb	Sortie	Sexe
1.	Chêne pubescent jeune.	1	28 II	—	—	—	—	—
2.	*Id.*	1	7 III	—	—	—	—	—
3.	Chêne pubescent âgé, rameau florifère.	1	9 IV	Début V	20 V	11	23-29V	7 ♂
4.	*Id.*	1	31 V	Rameau mort				
5.	*Id.*	1	1 V	Rameau mort				

Résultat : la forme agame *A. alniensis* a donc *une forme sexuée alternante*, se développant dans une galle de printemps.

*D. — LA FORME SEXUÉE D'*A. ALNIENSIS

1° Galle.

Elle se forme sur les inflorescences mâles de *Quercus pubescens* (au moins), plus ou moins coudées.

Elle est jaunâtre, et au sommet brunâtre. La surface est lisse mais porte des poils courts ou longs (certains plus longs que la largeur de la galle), blancs, plus ou moins enchevêtrés, plus serrés au sommet, si bien qu'une sorte de touffe apicale de ces poils peut se montrer.

La forme est en cône régulier. D'un côté du sommet brunâtre, est visible un reste de sac pollinique très en relief, presque détaché. L'orifice de sortie s'ouvre dans la partie supérieure sous le sommet (fig. 10 F).

Dimensions : longueur : près de 2,4 mm; diamètre près de la base : près de 1,4 mm.

2° Insectes.

Mâle (seule catégorie mise en évidence). Taille (sans antennes ni ailes) : un peu moins de 1,5 mm.

Tête : noire, assez brillante, à peine plus large que le thorax, et plus large que haute; espace interoculaire au niveau des antennes, égal à la hauteur de l'œil; tégument coriacé, avec poils dispersés; mandibules et palpes buccaux, jaune un peu orangé. — *Antennes :* 15 articles, le 2e et le 3e ventralement jaunâtres, les autres brunâtres. — Longueur en mm des articles : 1er, 0,112; 2e, moins de 0,1; 3e, 0,2; 4e, 0,112; 5e et suivants, 0,1; 14e, 0,09; 15e, 0,09. — Largeur des articles : 0,055. — Le 3e article est courbe, excavé, mais non renflé distalement. — Le 15e tergite est subconique.

Thorax : noir. — *Pronotum :* coriacé, avec poils dispersés. — *Mesoscutum :* rugueux, avec quelques poils. — *Scutellum :* fossettes distinctes mais proches, brillantes. — *Mesopleures :* brillants, lisses, faiblement ridés dans les régions inférieure et latérale. — *Ailes :* cellule radiale ouverte. — *Pattes :* jaunes, mais hanche, trochanter, fémur (proximalement) et même tibia et dernier article du tarse, et surtout aux pattes moyennes et postérieures, brunis; griffe du tarse avec dent basale.

Abdomen. — *Segment médiaire :* carènes presque droites, à peine un peu convexes vers l'extérieur; espace interne lisse; espace externe pubescent. — *Abdomen s. s. :* noir un peu marron, brillant, lisse avec quelques très rares poils antérieurement; 2e tergite long comme les deux tiers du total.

La forme sexuée précédente est assez voisine de la forme *Andricus floridus* Tavarès, 1918, découverte au Portugal et qui, depuis lors, n'a pas été reliée à une forme agame.

Elle en est distincte, cependant, par les faits suivants (d'après la diagnose de Tavarès, 1918, les types étant introuvables) :

— La galle porte des poils qui sont plus denses au sommet et cons-

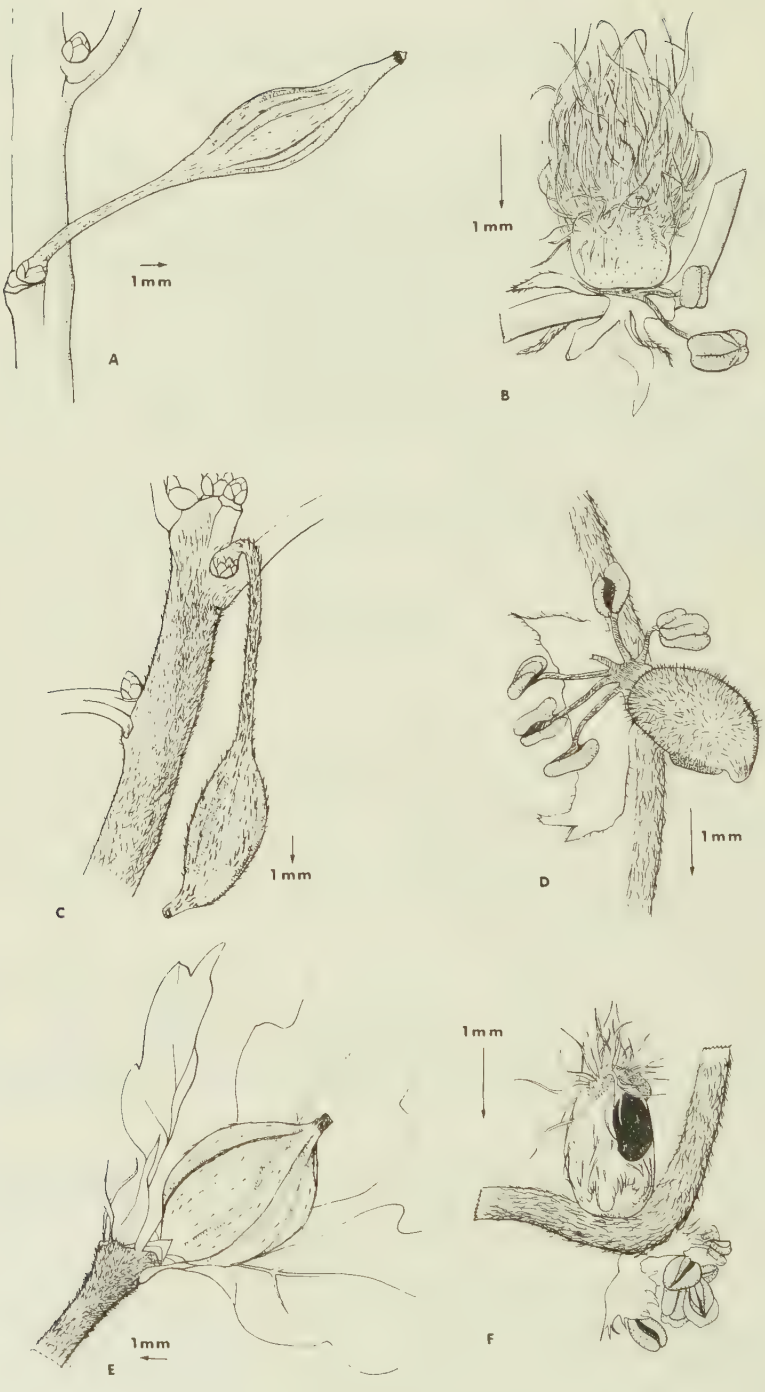


FIG. 10.

tituent souvent un pinceau apical. Au contraire, Tavarès mentionne pour la galle d'*Andricus floridus* qu'il « manque cependant toujours une couronne de poils qui se remarque à la partie supérieure d'autres cécidies similaires, *A. callidoma* gen. sex., *A. kiefferi*, *A. fecundator* gen. sex. » (traduit du portugais).

— La galle est conique et non ovale comme celle d'*A. floridus*.

— Nous obtenons la galle que nous décrivons, sur *Quercus pubescens*, plante-hôte également de la forme agame *A. alniensis*. Par contre, *A. floridus* a été récolté sur *Quercus pedunculata*. (La valeur de cette remarque est d'ailleurs très limitée, car, dans une autre espèce, où la forme agame *A. glandulæ* se récolte sur *Quercus sessiliflora*, nous obtenons expérimentalement la galle de la forme sexuée *A. xanthopsis*, sur les chatons de *Quercus pedunculata*.)

— Les carènes du segment médiaire de l'insecte (support de caractères taxonomiques importants) sont presque droites, alors qu'elles sont arquées « ad modum forcipis » (Tavarès) chez *Andricus floridus*.

Pour ces motifs, nous pensons que la forme sexuée d'*Andricus alniensis* est une forme nouvelle. Nous proposons de lui attribuer la dénomination suivante :

Andricus alniensis, forme sexuée ***rupellensis*** (1) (f. n.).

VI. — LE PROBLÈME DE LA FORME SEXUÉE CHEZ *ANDRICUS SIEBOLDI* (Hartig, 1843) Mayr, 1882

Dans le genre *Andricus*, trois espèces (dans notre région) forment une sorte de groupe biologique naturel, par la propriété qu'elles ont en commun de fonder les galles de leur phase agame, sur les racines ou au collet des chênes. Adler (1881) a montré, dans ces trois espèces, l'alternance des formes suivantes :

Formes agames	Formes sexuées
quercusradicis (2),	*trilineatus*,
sieboldi,	*testaceipes*,
quercuscorticis (3).	*gemmatus*.

(1) Du nom de son lieu de découverte : La Rochelle (Rupella).
(2) *Quercusradicis* Fabricius, 1798 = *radicis* Hartig, 1841.
(3) *Quercuscorticis* L., 1761 = *corticis* Hartig, 1840.

Fig. 10. — Les galles de trois espèces voisines du genre *Andricus*.

A. callidoma, ***A*** : forme agame; ***B*** : forme sexuée (= *cirratus*).
A. giraudianus, ***C*** : forme agame; ***D*** : forme sexuée (= *amenti*).
A. alniensis, f. n., ***E*** : forme agame; ***F*** : forme sexuée (= *rupellensis*, sp. n.).

Dans les deux premières espèces, les formes agames sont très voisines, mais les galles respectives tout à fait différentes. Par contre, les forme sexuées sont indistinctes, et leurs galles identiques. Ces galles consistent en un simple renflement situé dans un rameau, un pétiole ou une nervure pour la forme *trilineatus,* dans un pétiole ou une nervure seulement pour la forme *testaceipes* (1).

Nous avons essayé de préciser la distinction entre les formes sexuées de ces deux espèces.

*A. — L'ÉLEVAGE DE LA FORME SEXUÉE D'*ANDRICUS QUERCUSRADICIS (Fabricius, 1798) Mayr, 1882

1° La sortie de la forme agame radicis.

Les galles de cette forme se trouvent au collet des vieux arbres, rarement sur les jeunes tiges. Nous les récoltons sur chêne pédonculé ou sessile (Rennes, Dinard) ou chêne pubescent (La Rochelle) (fig. 11 *A*). Ces galles mûrissent en vingt mois, d'un été au printemps de la deuxième année suivante. Elles peuvent atteindre et dépasser même la taille d'un œuf de poule. Elles renferment jusqu'à plusieurs centaines d'individus (584 une fois). Ces individus sont adultes dès l'automne précédent et on peut alors les extraire de leurs loges ligneuses. Ils sont d'abord presque inanimés, mais peuvent être activés à la température d'un local habité. Des individus ainsi obtenus artificiellement n'ont pas donné de descendance dans des conditions expérimentales, bien que leur longévité en plein air ait été de plusieurs mois.

Les sorties naturelles ne s'effectuent qu'à partir de mars. La majorité des insectes sortent durant ce mois et en avril. Mais certaines galles libèrent encore des dizaines d'insectes en mai et juin. Ces insectes sont de grande taille en général, sauf quelques exemplaires remarquablement petits.

2° La ponte de la forme agame radicis.

En cristallisoir, ces agames pondent volontiers et longuement. C'est une des formes de Cynipides gallicoles qui effectuent le plus aisément cette opération. Les femelles nées à la fin de l'hiver pondent dans les bourgeons végétatifs. Les œufs sont retrouvés par dissection, *dans les tiges et pétioles embryonnaires.*

Les femelles de naissance plus tardive pondent directement dans

(1) *testaceipes* devrait être employé comme nom spécifique; comme nous contestons, dans la suite, la valeur de cette forme sexuée, nous utilisons comme nom spécifique celui de la forme agame, *sieboldi,* qui ne prête pas à confusion.

les tiges jeunes de printemps (pl. IV, *A*) et même plus tard dans les bourgeons d'été. Dans les tiges jeunes, les œufs sont déposés dans l'écorce. La ponte est effective sur *Quercus pedunculata*, *Q. sessiliflora* et *Q. pubescens*. De plus, elle est possible sur *Q. ilex*. On trouve d'ailleurs sur cette dernière espèce des rameaux montrant des orifices de sortie, peut-être dus à la forme sexuée d'*Andricus radicis* (mais nous ne réussissons pas à le prouver).

3° *Expériences concernant la production de la forme sexuée* trilineatus.

Elles consistent à déposer des femelles agames sur des rameaux végétatifs. L'isolement préalable de ceux-ci est ici particulièrement nécessaire pour éviter tout risque de confusion avec *A. sieboldi*. D'ailleurs, cet isolement est aussi utile durant la maturation des galles, sinon celles-ci se trouvent victimes de très nombreux parasites ou commensaux.

Nos expériences sont faites sur une assez grande échelle, dans le but d'étudier la répartition héréditaire des sexes. Il en est rendu compte en détail au troisième chapitre. Pour ce qui nous intéresse ici, notons que, sur 438 expériences entreprises avec 540 femelles agames, 206 donnent des galles de la forme *trilineatus* et presque toutes celles-ci aussi des insectes sexués. (En réalité, le rapport des réussites est supérieur à cette apparence, si l'on soustrait du total initial les expériences qui avortent par destruction du rameau ou par nécrose des bourgeons, après ponte excessive par plusieurs femelles utilisées ensemble. Alors, il y a environ 80 % de réussites.) De meilleurs résultats sont obtenus sur chêne pédonculé ou sessile que sur chêne pubescent. Dans tous les cas, on obtient, éventuellement par la ponte d'une même femelle, des galles (fig. 11 *B*) incluses dans les rameaux (parfois très déformés), ou dans les pétioles et les nervures principales ou secondaires (et une fois dans le limbe même, une autre fois dans une écaille de bourgeon développé). Une femelle agame peut pondre tous ses œufs et ceux-ci tous se développer. Nous obtenons en effet une fois 529 *A. trilineatus* descendant d'une même femelle *radicis*. Ce nombre correspond au nombre maximal approximatif des ovules de la femelle agame.

4° *La sortie des insectes de la forme sexuée* A. trilineatus.

Les insectes sortent des galles, de fin juin à début septembre, selon le rythme propre de végétation de l'arbre-hôte. Les insectes produits par les pontes d'agames en bourgeons d'été sortent régulièrement en septembre.

Ces sexués s'accouplent avec un succès très irrégulier.

*B. — L'ÉLEVAGE DE LA FORME SEXUÉE D'*ANDRICUS SIEBOLDI (Hartig)

1° La sortie de la forme agame sieboldi.

Les galles de cette espèce se présentent en alignements courts de quelques unités, comme de gros furoncles, d'abord arrondis, charnus et rouges, puis, après dessiccation de l'enveloppe, coniques, ligneux et brun clair. Ces galles, uniloculaires, très spectaculaires, se forment dans une fente de l'écorce, uniquement à la base des tiges de quelques années ou sur les jeunes branches au contact du sol (fig. 11 *C*). Une jeune tige peut porter jusqu'à plus de 60 de ces galles. Nous les récoltons sur les mêmes espèces de chênes et dans les mêmes localités que celles d'*Andricus radicis*. Elles subissent le plus souvent une maturation parallèle aussi à celle des galles de cette espèce. Cependant, certaines galles peuvent commencer leur développement avec un an de retard sur les voisines. (Ce fait a été observé en élevage contrôlé; il implique une diapause de certains œufs.)

Nous observons plusieurs fois la création d'une biocénose très curieuse (signalée déjà par Adler, 1881) autour de cette galle : des fourmis édifient un abri de terre au-dessus des galles dont la paroi jeune, charnue, est piquée par de nombreux Aphides.

Les insectes sortent en mars surtout, et début avril de la deuxième année. Mais, là encore, un retard d'un an est constaté pour certains adultes qui subissent donc une année supplémentaire de vie larvaire. (Un tel fait n'est jamais observé pour *A. radicis*.)

2° La ponte de la forme agame sieboldi.

Ces agames piquent les bourgeons végétatifs comme *A. radicis*, mais avec une fréquence moindre. La ponte peut durer plus d'une demi-heure. Les œufs sont retrouvés, par dissection des bourgeons, *au cœur des bourgeons embryonnaires du futur rameau.*

Fig. 11. — Les galles des trois espèces radicicoles du genre *Andricus*.

A. radicis, *A* : forme agame; *B* : forme sexuée *(= trilineatus)* (galle coupée, montrant quelques loges).

A. sieboldi, *C* : forme agame; *D* : forme sexuée (= *poissoni* f. n.).

A. corticis, *E* : forme agame; *F* : forme sexuée *(= gemmatus)*.

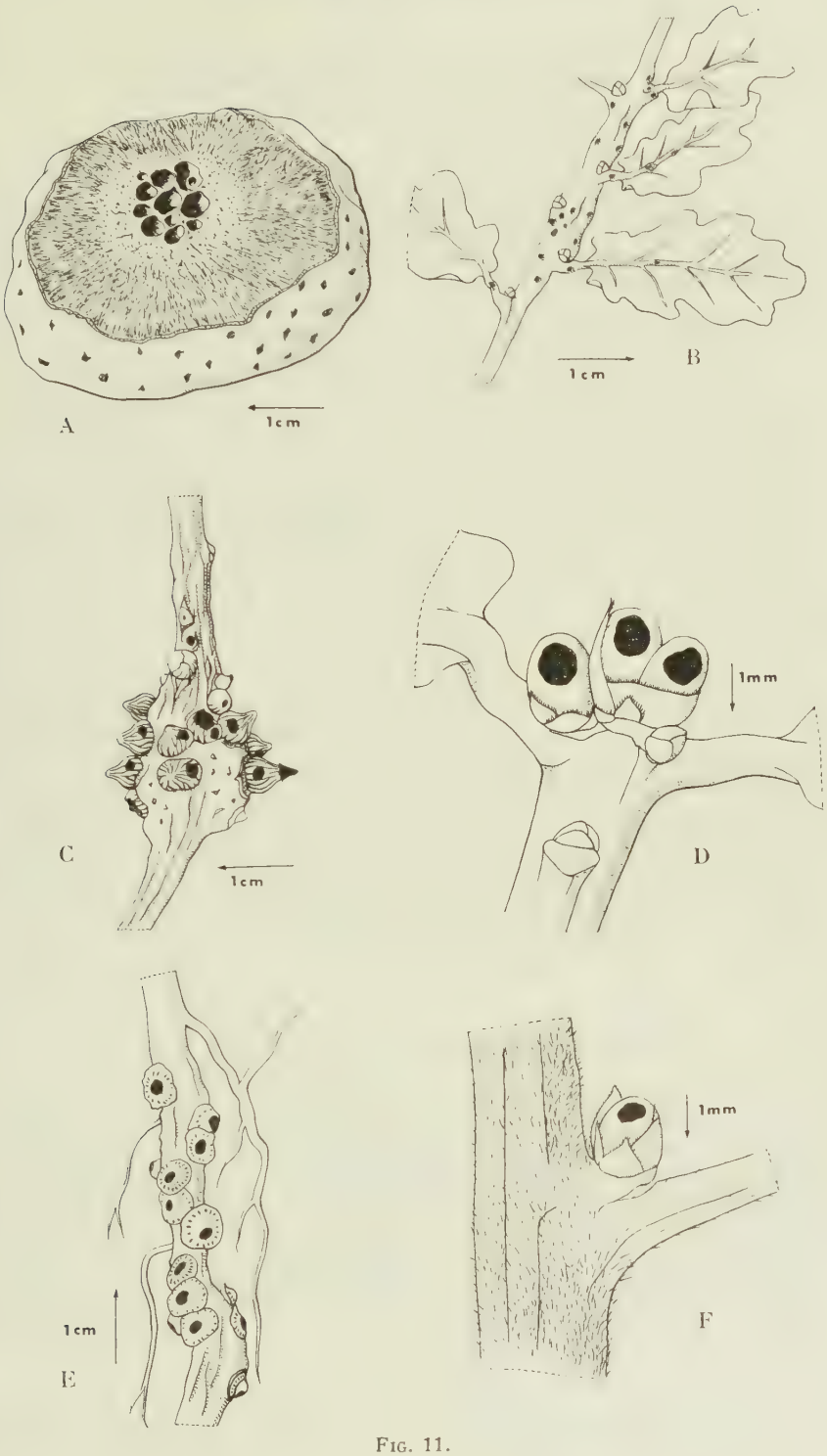


FIG. 11.

3° *Expériences concernant la production de la forme sexuée.*

Dans les mêmes conditions qu'avec *A. radicis,* nous entreprenons, durant plusieurs années, 105 expériences de pontes individuelles. Nous obtenons, avec 58 d'entre elles, la production de près de 850 galles, d'où sortent naturellement 685 insectes sexués. Les expériences réussies le sont sur *Quercus pedunculata, Q. pubescens* et *Q. sessiliflora.* Mais il est curieux de noter les particularités suivantes :

— 44 expériences sur 46 portées par un même arbre réussissent;
— 20 expériences sur 20 portées par un même arbre échouent;
— 11 expériences sur 11 portées par un même arbre échouent.

Cette répartition des succès et échecs donne à penser que dans certains cas joue un facteur de réceptivité individuelle des chênes. Dans d'autres cas, les résultats sont plus irréguliers.

Le fait le plus important est que, *en aucun cas, nous n'obtenons la galle et les sexués* (obtenus sous contrôle expérimental par Adler en Allemagne) *décrits, sous le nom d'A. testaceipes,* comme étant indistincts de ceux de la forme sexuée d'*A. radicis* (avec la restriction que la galle d'*A. testaceipes* se forme bien aussi dans les nervures et pétioles, mais pas dans les rameaux, au contraire de celle d'*A. trilineatus*). Nous obtenons toujours une *galle très différente* et des *insectes distincts* également. Ce même résultat est obtenu aussi bien par la ponte d'exemplaires récoltés en diverses stations de Bretagne que dans la région rochelaise. D'ailleurs, une galle de forme sexuée, identique à celle que nous obtenons expérimentalement, est visible dans les bois où sont récoltées les galles de l'espèce *A. sieboldi.* Nous lui attribuons le nom de forme *poissoni* (1).

4° *Galle de la forme* poissoni *(f. s.) f. n.*

Elle est située toujours dans les bourgeons de rameaux de l'année, isolément ou par groupes de 2 et même 3 (fig. 11 *D*).

Elle émerge plus ou moins d'entre les écailles du bourgeon. Sa forme est ovoïde. Elle a environ 2 mm de hauteur, pour 1,2 mm de diamètre maximal.

La paroi, très mince, est glabre. Verte à l'origine, elle est ensuite de couleur jaune très pâle, jaune « coquille d'œuf » ou jaune un peu verdâtre.

L'ouverture de sortie de l'insecte est au sommet.

(1) Dédiée à M. R. A. Poisson, Professeur à la Faculté des Sciences de Rennes, Membre correspondant de l'Institut.

5° *Insectes sexués de la forme* poissoni *f. n.*

a) ***Femelle.*** — Taille : 1,35 mm.

Tête : noire, non élargie en arrière des yeux; un peu plus large que le thorax, plus large que haute en vue antérieure. — Espace oculaire sensiblement égal à la hauteur d'un œil. — Tégument coriacé, pubescent surtout sur le front, les genæ et l'occiput. Mandibules jaunes, à dents noires. — *Antennes :* 13 articles, bruns sauf les 2e et 3e, plus clairs. — Dimensions des articles (sur un spécimen) : 1° 0,1 mm de longueur sur 0,075 de largeur; 2° 0,075 mm sur 0,06; 3° et 4° 0,13 mm sur 0,025 à 0,037; 5° 0,11 mm sur 0,05; 6° 0,125 mm sur 0,05; 7° à 10° 0,1 mm sur 0,05; 11° 0,075 mm sur 0,05; 12° 0,075 mm sur 0,05; 13° 0,175 mm sur 0,05.

Thorax : noir. — *Pronotum :* latéralement strié longitudinalement, au milieu coriacé. — *Mesoscutum :* coriacé; rares poils dispersés; sillons parapsidaux nets et un sillon médian visible au moins à l'arrière. — *Scutellum :* velu modérément, rugueux; suture mésoscuto-scutellaire nette; fossettes scutellaires distinctes, lisses, brillantes. — *Mesopleures :* brillants; stries fines longitudinales; glabres en majeure partie, sauf aux bords postérieur et inférieur. — *Ailes :* pubescentes; cellule radiale ouverte; aréole. — *Pattes :* testacées, sauf région proximale interne des hanches moyennes, majeure partie des hanches, trochanters et tibias postérieurs et dernier article du tarse, brunis; griffe du tarse avec dent basse, obtuse.

Abdomen. — *Segment médiaire :* noir; carènes convexes vers l'extérieur; espace intérieur aux carènes, brillant; espace extérieur, pubescent. — *Abdomen s. s. :* noir un peu rougeâtre, plus clair inférieurement, quelques poils sur le 2e tergite antérieurement; épine hypopygiale de 0,1 mm de long sur 0,05 de large.

b) ***Mâle.*** — Taille : 1,25 mm. — Caractères de la femelle avec les particularités suivantes : espace interoculaire inférieur à la hauteur d'un œil. — *Antennes :* 15 articles. — Dimensions des articles (sur un spécimen) : 1° 0,1 mm de longueur sur 0,075 de largeur; 2° 0,075 mm sur 0,075; 3° 0,2 mm sur 0,037; 4° au 8° 0,15 mm sur 0,06; 9° 0,137 mm sur 0,06; 10° au 13° 0,125 mm sur 0,06; 14° 0,11 mm sur 0,06; 15° 0,15 mm sur 0,06.

Les sexués s'accouplent assez facilement. Des femelles en cristallisoir, sur de jeunes chênes, piquent la base de la jeune tige, le collet ou même les racines. Par dissection, des œufs sont retrouvés juste à la périphérie du cylindre central, fichés dans celui-ci par leur pédoncule. Si la galle et les insectes de la forme sexuée d'*Andricus sieboldi* ne sont pas semblables à ceux de l'espèce *Andricus radicis* comme le déclare Adler (1881), ils sont par contre semblables à ceux de l'espèce *Andricus corticis* (L.) ! Pour apprécier cette ressemblance avec exactitude, l'élevage contrôlé de la forme sexuée d'*A. corticis* se révèle indispensable.

C. — L'ÉLEVAGE DE LA FORME SEXUÉE DE L'ESPÈCE ANDRICUS CORTICIS (L., 1761) MAYR, 1882

1° La sortie de la forme agame.

La galle de la forme agame se trouve sur les racines (fig. 11 *E*) ou sur les bourrelets cicatriciels de tronc. Nous n'avons trouvé de galles habitées que dans le premier cas et d'ailleurs en assez petit nombre. Ces galles uniloculaires sont distinctes, sans confusion possible, de celles de l'espèce *A. sieboldi*. Nous les récoltons sur chêne pédonculé (Rennes, Dinard, La Rochelle).

*2° Expériences concernant la production de la forme sexuée d'***A. corticis.**

Nous effectuons 11 expériences de pontes individuelles dans les mêmes conditions qu'avec *A. radicis* ou *A. sieboldi*, sur chênes pédonculé, sessile ou pubescent. Dans 6 de ces expériences, nous obtenons la production de galles de la forme sexuée. Ces galles répondent bien à la description faite par ADLER des galles de la forme *gemmatus*, forme sexuée d'*A. corticis*. Cependant, nous les trouvons toujours incluses dans un bourgeon et jamais libres sur les jeunes pousses comme l'a signalé cet auteur (fig. 11 *F*).

*3° Comparaison des galles des formes sexuées d'***A. corticis** *et* **A. sieboldi.**

Elles sont tout à fait indistinctes.

*4° Comparaison des insectes des formes sexuées d'***A. corticis** *et* **A. sieboldi.**

Ils sont également indistincts.

D. — CONCLUSION : LA FORME SEXUÉE DE L'ESPÈCE ANDRICUS SIEBOLDI (Hartig)

La forme sexuée que nous mettons en évidence expérimentalement n'est pas semblable à la forme *trilineatus* Hartig, forme sexuée d'*Andricus quercusradicis* (F.). Par contre, elle est semblable à la forme *gemmatus* Adler, forme sexuée d'*Andricus corticis* L., avec laquelle elle a dû être, dans notre région au moins, confondue.

Ce résultat est totalement différent de celui d'Adler, obtenu au Schleswig (mais, paradoxalement, nous prouvons une similitude entre les formes sexuées d'*A. sieboldi* et *A. corticis*, que cet auteur fut surpris de ne pas constater). Nos expériences sont nombreuses, strictement contrôlées, répétées plusieurs années, et — pour nous — d'une certitude absolue. Mais les travaux d'Adler furent effectués, en particulier dans ces cas, avec scrupule, pendant plusieurs années également, sous un contrôle sévère, pour éviter toute confusion avec la forme *trilineatus* (cette précision est indiquée par Adler). Le résultat obtenu par cet auteur a, de plus, été vérifié par Beijerinck (1883) en Hollande.

Par ailleurs, l'espèce *Andricus sieboldi* est caractérisée d'une façon particulièrement nette par la galle de sa forme agame. Ce fait exclut toute possibilité de confusion à son sujet [même avec la forme agame *Andricus rhyzomæ* (Hartig, 1843)].

Nous sommes donc amenés à admettre l'existence, dans l'espèce *Andricus sieboldi* (Hartig), de *deux races géographiques*, dont les formes agames sont morphologiquement identiques, mais physiologiquement distinctes par les formes sexuées qu'elles déterminent.

Pour conserver dans la nomenclature ce qui unit ces races, et indiquer ce qui les distingue, nous proposons de donner, aux exemplaires de l'Ouest de la France, le statut subspécifique suivant :

Andricus sieboldi occidentalis (forme agame).

Si, toutefois, les résultats d'Adler étaient trouvés erronés, la distinction d'une sous-espèce deviendrait inutile et le nom subspécifique ci-dessus pourrait disparaître, mais le nom de la forme sexuée *(poissoni)* devrait être étendu à toute l'espèce et remplacer « *testaceipes* ».

CHAPITRE III

LES MODALITÉS DE LA REPRODUCTION DES CYNIPIDES HÉTÉROGONIQUES

Les espèces qui pratiquent l'hétérogonie sont : *Pediaspis aceris* (Gmelin), de l'érable, classée dans les *Aulacini* et la majorité des Cynipides du chêne.

Les aspects de la reproduction que nous étudierons successivement sont :

— les divers modes de répartition des sexes;
— le rapport des sexes dans la génération bisexuée;
— le problème de l'aptitude à la parthénogenèse des femelles de la génération bisexuée;
— le problème du déterminisme proprement dit du sexe.

I. — LES MODES DE RÉPARTITION DES SEXES CHEZ LES CYNIPIDES HÉTÉROGONIQUES

Un seul cas a été étudié dans ce domaine d'une façon approfondie, celui de *Neuroterus quercusbaccarum* par Doncaster (1910-1916). *Biologiquement*, la répartition des sexes dans cette espèce est assurée par les moyens suivants :

- les femelles agames sont de deux types physiologiques : elles engendrent soit des mâles, soit des femelles;
— les femelles sexuées sont aussi de deux types : elles engendrent soit des agames androphores, soit des agames gynéphores.

Le cycle de développement détaillé, dans cette espèce, peut se représenter ainsi (fig. 12, d'après Vandel, 1931).

En dehors de cette étude, nous disposons, pour les Cynipides gallicoles européens, d'une remarque de H. Adler (1881), précisée par Picard (1931) et Weidner (1960) sur *Biorhiza pallida*. Dans cette espèce, les galles pluriloculaires produites par les agames renferment soit uniquement des mâles, soit des femelles, soit encore, fait nouveau, des mâles et des femelles à la fois, ce qui semble impliquer une diversité des agames plus grande que chez *Neuroterus*. En Amérique du Nord, Patterson (1928) a fait des observations du même ordre sur des récoltes de galles pluriloculaires produites par divers *Andricus*.

Enfin, Tavarès (1928) a prétendu que le cycle de développement de *Neuroterus tricolor* comprenait la succession, en un an, d'une génération agame et de deux générations sexuées, respectivement *N. tricolor* et *N. tricolor ulisipponensis*. N'ayant pas récolté personnellement cette espèce, nous ne nous prononçons pas définitivement sur son cas. Mais nous préjugeons que la soi-disant deuxième génération sexuée n'est que le fait d'agames tardifs ayant pondu dans des bourgeons d'été, comme cela se constate chez *Andricus radicis* par exemple.

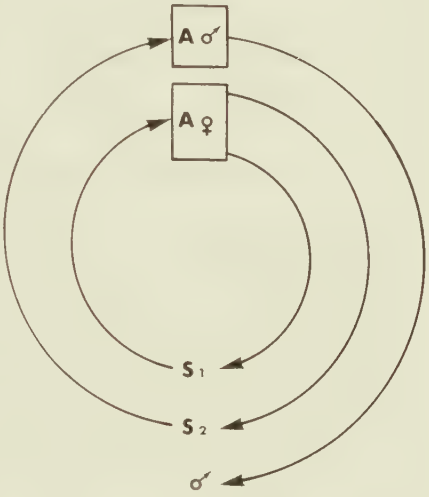


Fig. 12. — Le cycle hétérogonique de *Neuroterus quercusbaccarum* (*in* Vandel, p. 290).

Le nombre réduit de faits, et surtout de faits expérimentaux, en ce qui concerne les Cynipides hétérogoniques européens, nous a conduits à chercher s'il n'existait pas diverses modalités de répartition des sexes dans l'ensemble du groupe. Nous avons été guidés, dans le choix des espèces étudiées, par les considérations suivantes (parfois convergentes) :

— nécessité d'appartenance aux divers principaux genres (à l'exception de genres vraiment trop peu prolifiques comme le genre *Cynips*) ;
— possibilité d'utilisation des espèces montrant des galles pluriloculaires (offrant donc des résultats groupés de ponte d'une même femelle) ;
— désir de réussir l'élevage complet des formes radicicoles, jamais obtenu auparavant ;
— désir d'étudier une espèce hétérogonique hétéroïque.

Nous rapporterons donc les recherches que nous avons poursuivies avec les espèces : *Pediaspis aceris* (Gmelin), *Biorhiza pallida* (Olivier), *Andricus radicis* (Fabricius), *Andricus kollari* (Hartig).

A. — *LE CAS DE* PEDIASPIS ACERIS (Gmelin, 1790) Mayr, 1882

La mise en évidence de l'hétérogonie dans cette espèce a été réalisée en même temps par Mayr (1881) et Adler (1881). Les deux formes alternantes sont :

— *P. aceris* (Gmelin) (f. s.);
— *P. sorbi* (Tischbein, 1852) (f. a.).

1° *Observations concernant la forme sexuée* P. aceris.

a) ***Plantes-hôtes.*** — Nous trouvons cette forme à La Rochelle, parfois en grande abondance bien qu'irrégulièrement, sur *Acer monspessulanum* L., ainsi que sur un hybride de ce dernier et d'*Acer campestre* L. (vraisemblablement, d'après Fournier, *Acer martini* Jordan). Par contre, la galle ne se trouve pas sur *Acer campestre*, qui coexiste (à La Rochelle) avec le premier. Pourtant, nous observons que le Cynipide pique les bourgeons de l'érable champêtre, aussi bien dans les conditions naturelles qu'en cristallisoir. Nous vérifions qu'il dépose effectivement des œufs. Mais aucun développement de galle ne s'ensuit. L'espèce végétale *Acer campestre est donc réfractaire*, alors que l'insecte n'est pas rebuté par elle.

Par contre, nous pouvons faire se développer expérimentalement *Pediaspis aceris* sur *Acer pseudo-platanus*, en Bretagne, bien que ce Cynipide y soit naturellement absent.

b) ***La galle.*** — Elle se trouve communément sur le limbe (pl. III, *B*) et le pétiole des feuilles. Il arrive qu'elle se forme dans une fleur, et sa ressemblance avec le fruit est alors telle (si l'on excepte l'absence des ailes), qu'elle évoque irrésistiblement la théorie de Molliard sur la parenté physiologique des galles et des fruits. La galle est uniloculaire, verte ou rougeâtre, à paroi mince; son diamètre est d'environ 5 à 6 mm. Elle est visible en mai et juin, exceptionnellement dès les premiers jours d'avril. Elle est abondamment parasitée. Certains parasites provoquent un changement profond de la galle, qui prend une consistance ligneuse et persiste alors plusieurs années sur l'arbre.

La larve, qui dispose d'une vaste cavité gallaire, est d'un aspect morphologique assez particulier : effilée, conique, elle se distingue nettement des grosses larves adipeuses massives, de la plupart des autres Cynipides. L'étude en a été reprise récemment par Roth (1949).

c) Les insectes adultes. — Les adultes sortent en juin. Ils s'accouplent avec un succès inégal, du fait d'une ardeur et d'une hâte parfois excessives chez le mâle. Les femelles observées en cristallisoir sur des racines d'érable piquent assez volontiers, les radicelles surtout, et parfois des racines assez grosses près du collet de la plante. Des radicelles de moins de 1 mm de diamètre sont le plus souvent choisies (pl. III, *C*), et dans ce cas la femelle a de grandes difficultés à se maintenir en équilibre sur ce support. Elle doit s'y placer obliquement. Les œufs sont retrouvés, par dissection de la racine, à la limite de l'écorce et du cylindre central, souvent alignés en chapelet.

2° *Observations concernant la forme agame* Pediaspis sorbi.

a) La galle. — Elle se présente en amas bien définis ou, au contraire, isolément sur des racines (pl. III, *D*).

Son développement est très irrégulier. La plupart des galles sont visibles dès l'automne qui suit la ponte par une femelle sexuée. Mais des élevages contrôlés nous montrent que certaines galles n'amorcent leur apparition et leur développement que deux ans après, c'est-à-dire après une *longue diapause des œufs*. De plus, la larve peut se métamorphoser en deux ans, mais parfois aussi en trois ou quatre ans. Contrairement aux autres Cynipides susceptibles également d'un développement différé, la larve de *Pediaspis sorbi* prolonge sa durée de vie sous une très petite taille. De ce fait, elle ne peut rester en vie puis finalement croître et se métamorphoser que si la galle qui la renferme reste reliée à une racine vivante. Les galles récoltées et conservées sur sable humide meurent et ne libèrent pas d'adultes au-delà de la première vague de sortie. Pour obtenir le contraire, il faut maintenir, en pot, un arbuste porteur de galles durant plusieurs années. Il en résulte que dans un même amas, on trouve, très intriquées, des galles déjà percées d'un orifice de sortie, des galles contenant des nymphes ou adultes, et d'autres d'aspect encore juvénile, ne contenant que des larves de petite taille. En résumé, le développement de *Pediaspis sorbi* dure de deux ans au minimum et pour une minorité d'individus, à trois ou quatre ans et certainement davantage.

b) L'insecte adulte. — La femelle agame sort durant le mois de mars. Elle pique des bourgeons d'Erable, souvent en voie de débourrement, en se plaçant la tête vers la base du bourgeon (pl. III, *A*). Les œufs sont fichés dans les feuilles embryonnaires. Dans les conditions expérimentales, en évitant l'action des intempéries, presque toute expérience de ponte sur *Acer monspessulanum* peut être réussie. Un nombre considérable d'œufs peut être pondu et, moins d'un mois après, des galles de la forme sexuée sont visibles.

3° Expériences concernant la répartition des sexes.

Des femelles agames sont déposées, isolément, sur des rameaux d'espèces réceptives d'Erable. Les rameaux utilisés à La Rochelle sont isolés au préalable de toute autre ponte de *Pediaspis sorbi*, puis des parasites. Par contre, ces précautions sont inutiles en Bretagne, où l'espèce ni ses parasites n'existent naturellement.

a) Première série d'expériences effectuées avec des individus agames récoltés. — Nous cherchons tout d'abord à connaître la nature des descendants respectifs de plusieurs femelles agames issues d'un même groupe de galles bien concentré. On peut imaginer, à priori, qu'un même groupe de galles résulte en entier de la ponte d'une unique femelle sexuée.

Tableau XXI

Forme agame *sorbi*		Forme sexuée *aceris* Nombre de descendants obtenus	
Groupe de galle n°	Nombre de ♀ utilisées	♂	♀
I	9	150 163 57 — — — 0 0 0	— — — 72 39 21 0 0 0
II	6	4 6 13 15 17 —	— — — — — 2
III	4	2 2 5 —	— — — 95
IV	3	30 — 0	— 9 —
V	6	4 12 — — 0	— — 19 10 0

Nous pouvons en conclure : 1° que les femelles agames sont parfaitement androphores ou gynéphores;

2° que les femelles sexuées effectuent des pontes mixtes de futures agames androphores et gynéphores. Mais cette deuxième conclusion est susceptible d'être contestée. En effet, on peut douter que les amas de galles que nous récoltons soient réellement le fruit de la ponte d'une femelle sexuée. La production, sous contrôle, de telles galles est donc nécessaire.

b) Elevage expérimental de la forme radicicole : **Pediaspis sorbi.** — Au pied d'un jeune érable de quelques années, planté en pot, une excavation cylindrique, limitée par un grillage fin, est creusée dans la terre, autour de la racine principale. Plusieurs radicelles doivent être découvertes. Une unique femelle sexuée, préalablement fécondée, est déposée dans cette cavité. Celle-ci est ensuite close par une toile à sa partie supérieure. Un cône métallique destiné à protéger de la pluie et du soleil est enfin ajouté. Durant les jours suivants, un peu d'eau est versée régulièrement dans la terre bordant l'excavation, afin de maintenir une certaine humidité autour des racines. Avec ce procédé, mis au point après des essais plus rudimentaires, nous parvenons à réussir l'élevage de la forme radicicole, pour la première fois, et dans presque toutes nos tentatives.

Tableau XXII

Forme sexuée *aceris*		Forme agame *sorbi*
Expérience	♀ sexuées utilisées	Nombre de galles obtenues (approximatif)
A	1	3
B	3 ♀ fécondées par un même ♂	55
C		10
D		25
E	2 ♀ fécondées par un même ♂	8
F		21
G	1	11

Les galles se forment isolément ou en groupes coalescents. Quelques-unes ne se développent pas normalement, et certaines larves ou adultes meurent dans leur galle. Cependant, un grand nombre d'agames parvient à l'émergence, pour la plupart, durant la troisième année après celle de l'expérience.

Tableau XXIII

Expérience d'origine	Nombre de ♀ utilisées	Nombre de descendants obtenus	
		♂	♀
B	3	29	—
		—	41
		—	83
D	22	161	—
		21	—
		46	—
		3	—
		3	—
		2	—
		1	—
		23	—
		16	—
		3	—
		1	—
		3	—
		19	—
		11	—
		—	12
		—	66
		—	82
		—	25
		—	3
		—	23
		0	0
		0	0
E	3	64	—
		—	198
		—	79
F	21	4	—
		21	—
		15	—
		52	—
		33	—
		2	—
		115	—
		30	—
		97	—
		19	—
		4	—
		18	—
		31	—
		—	77
		—	137
		—	172
		—	56
		—	12
		—	58
		—	54
		0	0
G	6	—	230
		—	60
		—	52
		—	186
		—	91
		86	—

c) Deuxième série d'expériences effectuées avec individus agames d'origine expérimentale (tabl. XXIII).

Ces résultats confirment complètement ceux que nous obtenons avec des galles récoltées naturellement et justifient notre hypothèse faite à ce propos, que des amas de galles de racines soudées ont toutes chances d'être, chacun, le fruit de la ponte d'une même femelle sexuée.

Conclusion. — Dans l'espèce *Pediaspis aceris* (G.), les femelles de la génération agame sont toutes *strictement androphores ou gynéphores.* Mais les femelles de la génération bisexuée peuvent engendrer, chacune à la fois, des agames gynéphores et des agames androphores. Le mode de répartition des sexes est donc moins complexe que celui de *Neuroterus quercus baccarum* L., comme le schéma *B* de la figure 13 (p. 488) permet de se le représenter. Dans ce cycle de développement, c'est au *niveau d'une génération bisexuée que se réalise la détermination du sexe des individus de la génération bisexuée suivante.*

B. — *LE CAS DE* BIORHIZA PALLIDA (Olivier, 1791) Kieffer, 1900

Ce Cynipide gallicole est l'un des plus connus, par sa forme sexuée tout au moins, dont la galle est la grosse « pomme de chêne », si abondante certaines années. Adler (1881) a montré que cette forme, rangée auparavant dans un genre différent, alternait avec la forme radicicole *Biorhiza aptera* (Bosc, 1791) Westwood, 1840.

Du point de vue des modalités de la reproduction, cette espèce est particulièrement intéressante, car la pomme de chêne est une galle pluriloculaire, contenant jusqu'à plus de 200 insectes sexués. Elle offre donc aisément de grandes collections d'individus, permettant de connaître la spécialisation biologique des femelles agames qui les engendrent. Adler (1881), comme nous l'avons déjà indiqué, a signalé ainsi que certaines galles livraient soit des mâles, soit des femelles, soit des individus des deux sexes. Kieffer (1897 - 1901) confirma cette observation. Picard (1931) a exposé les résultats d'observations numériques faites sur des galles récoltées qui lui permirent de vérifier l'existence de ces trois types de galles. Mais les galles récoltées par ces auteurs avaient été produites naturellement, en dehors de tout contrôle. On peut alors se demander si les galles mixtes (de loin les moins nombreuses) ne résultent pas du développement conjoint, inapparent, de deux pontes hétérosexuées d'origines différentes ?

Le risque, pour deux femelles, de pondre sur un même bourgeon n'est pas exclu d'emblée, bien qu'on puisse l'imaginer d'une probabilité faible dans les conditions naturelles. D'autre part, Niblett (1941) a signalé que les galles qu'il récoltait en Angleterre étaient

toujours de type mixte. Il a même mis en doute l'assertion d'après laquelle il existerait des galles unisexuées, car selon lui *none appear to have verified it by personal observation.*

Pour Weidner (1960), qui a fait des observations semblables à celles de Picard, une autre explication serait possible. Les agames seraient des pondeuses mixtes, pratiquant successivement la ponte d' « œufs mâles » et d' « œufs femelles » en changeant de bourgeon habituellement entre ces deux types de ponte. Mais l'omission du changement de bourgeon aurait justement pour résultat une ponte mêlée.

Les connaissances, sur la reproduction de cette espèce, sont donc fragmentaires et même contradictoires.

1° Observations concernant la forme sexuée
Biorhiza pallida.

Plantes-hôtes : *Quercus pedunculata* (Bretagne, La Rochelle), *Quercus sessiliflora* (Bretagne). Nous ne récoltons jamais cette galle sur *Q. pubescens*. D'ailleurs, un essai d'infestation d'un bois de chêne pubescent, par le lâcher de milliers de sexués, a complètement échoué. De même, nous ne parvenons jamais à obtenir la ponte de l'agame sur bourgeon de chêne pubescent.

a) La galle. — C'est une galle de bourgeons, atteignant une taille spectaculaire (jusqu'à 5 cm de diamètre). Nous en observons dès le début d'avril, mais certaines, au contraire, n'entament leur croissance qu'en fin mai. Elle peut être fortement parasitée par de nombreux Hyménoptères, et aussi plus ou moins détruite par des larves de Lépidoptères et, surtout, celle du Coléoptère Curculionide *Balaninus villosus F.* En général, dans la deuxième moitié de mai, les galles contiennent des nymphes. La maturité est atteinte au début de juin.

b) Les insectes adultes. — Sortie : elle se produit en général en juin. Une protandrie de quelques jours est la règle, facile à constater dans le cas de galles mixtes.

Accouplement et ponte : l'accouplement s'obtient, en tube d'élevage, avec un succès inégal. La ponte peut être assez aisément observée. Des femelles fécondées étant déposées en cristallisoir, sur des racines ou de jeunes chênes entiers, on constate qu'elles piquent volontiers soit des radicelles, soit des racines de quelques millimètres de diamètre (pl. IV, *C*). Les œufs peuvent être retrouvés par la dissection à la limite de l'écorce et du cylindre central. Nous n'avons pas pu renouveler l'étonnante observation d'Adler, selon qui ces femelles peuvent piquer aussi des bourgeons, comme les femelles agames. Par contre, nous en voyons piquer des tiges de jeunes chênes, sans constater d'ailleurs de développement de galle consécutif.

2° *Observations concernant la forme agame* **Biorhiza aptera.**

a) La galle. — Elle est certainement assez abondante, mais son enfouissement dans le sol, à diverses profondeurs, jusqu'à plus d'un mètre, rend sa récolte pénible et aléatoire. Cette galle, d'abord petite, charnue, blanche ou rosée, se développe surtout durant la deuxième année.

b) Les insectes adultes. — Les femelles agames, bien que morphologiquement constituées au cours de l'été de la deuxième année, ne sortent des galles qu'en novembre et décembre, parfois même encore en janvier de l'année suivante. Une partie des larves, cependant, ne se métamorphose que durant la troisième année. Dans ce cas, la mortalité est assez grande dans les galles récoltées, car leur conservation une année supplémentaire n'est pas couramment réussie. Les adultes sortent de terre et circulent par des températures très basses. Nous en avons vu sur la neige.

La ponte : elle est très aisée à obtenir, en déposant des femelles sur des rameaux de chêne en cristallisoir. Celles-ci piquent des bourgeons végétatifs, en se disposant la tête vers la base (pl. IV, *D*). La ponte peut durer plusieurs heures et aboutit à l'insertion de plusieurs dizaines ou même centaines d'œufs, au cœur d'un même bourgeon. Le comportement de ponte a d'ailleurs donné lieu à des descriptions minutieuses de la part de plusieurs auteurs comme Adler (1881) et Beijerinck (1883).

3° *Observations concernant la répartition des sexes.*

Nous effectuons tout d'abord un relevé statistique des individus issus de galles récoltées.

a) *Une première série de résultats* porte sur des galles de Bretagne (tableau XXIV).

b) *Une deuxième série de résultats* porte sur des galles récoltées en Grande-Bretagne, aux environs de Londres (tableau XXV).

Les résultats de cette deuxième série montrent l'existence en Angleterre, de galles d'insectes d'un seul sexe.

Les résultats de l'ensemble des deux séries montrent bien, d'autre part, l'existence de galles mixtes. Mais dans ce type de galles, les rapports des sexes sont très variés : de 38 % à quelques unités pour cent de mâles. A ce sujet, les questions suivantes se posent :

1° *Pour quels pourcentages peut-on parler de galles mixtes ?*

Des galles renfermant quelques individus d'un sexe, en face de plu-

Tableau XXIV

N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
♂	1	10	89	19	51	15	28	13	14	50	1	17	150	19	4	2															
♀														30	10	123	8	10	22	11	10	10	59	9	16	56	1	28	6	2	54
% de ♂	100 %													38	28	1,6	0 %														

Tableau XXV

N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
♂	54	66	80	69	108	28	50	64	53	43	7	1													
♀							1	2	2	4	65	23	36	54	28	36	10	51	23	20	9	49	65	47	94
% de ♂	100 %						98	97	96	91	9,7	4	0 %												

sieurs dizaines de l'autre sexe, doivent-elles être considérées comme mixtes ?

2° *Les galles mixtes sont-elles le fruit d'une catégorie vraiment particulière d'agame ?*

Ou bien, une même femelle agame n'est-elle pas susceptible de produire des galles « unisexuées » d'une part, mixtes d'autre part ?

3° Dans le cas d'une réponse positive à la première des deux questions précédentes, peut-on admettre qu'un certain pourcentage est caractéristique d'une certaine femelle agame responsable ?

L'étude expérimentale nous est nécessaire pour tenter de répondre à ces questions, ainsi que pour résoudre le problème du cycle complet de la reproduction de cette espèce.

4° *Expériences concernant la répartition des sexes.*

Nos expériences consistent, sur le plan théorique, à étudier la composition des descendances respectives de diverses femelles sexuées.

a) ***Production expérimentale de la forme radicicole* B. aptera.** — Cette opération a été tentée avant nous par Adler (1881) qui obtint la formation de galles, mais pas le développement des insectes, et par Picard (1931) qui échoua, malgré l'utilisation de plusieurs milliers d'insectes.

Nous effectuons nos propres tentatives dans les conditions opératoires pratiques déjà utilisées pour l'obtention de la forme radicicole *Pediaspis sorbi* (voir p. 477).

La seule précaution supplémentaire, nécessaire ici, est de protéger les galles *aptera* formées, de l'attaque éventuelle du chalcidien *Torymus nobilis* Boh. L'interposition, entre la surface du sol et les galles jeunes, d'un grillage adéquat y suffit. Sur 9 expériences entreprises avec des chênes de quelques années, en pot, 4 réussissent complètement, fournissant des galles puis des adultes, dont certains sortent seulement durant la troisième année. Ces expériences réussies sont réalisées avec des femelles issues de galles *pallida* récoltées, à sexués uniquement femelles, fécondées par des mâles issus de galles récoltées, à sexués uniquement mâles.

b) ***Expériences concernant la descendance des agames d'origine expérimentale.*** — Nous déposons, individuellement, les diverses femelles agames obtenues de chaque femelle sexuée, sur des rameaux végétatifs de chêne, isolés dès octobre. Les expériences échouent parfois par excès de ponte des agames, ce qui amène la mort du ou des bourgeons élus. Nous nous efforçons donc, le plus souvent possible, de transporter après quelques jours une femelle d'un rameau sur un

autre, pour disperser la ponte (et du même coup nous réalisons une expérience de vérification). Par ce moyen, on peut obtenir effectivement la descendance entière d'une femelle : plusieurs fois plus de 500 individus, une fois même 624, ce qui n'est guère éloigné du nombre maximal d'ovules d'une agame (tableau XXVI).

Tableau XXVI

Forme agame			Forme sexuée				
Origine (♀ sexuée mère)	Nombre de ♀ agames utilisées	Nos	Nombre de galles obtenues par agame	Sexe des insectes produits ♂	Sexe des insectes produits ♀	% de ♂ Par galle	% de ♂ Par agame
A	4	1	3	34 8 22	87 15 19	28 % 35 % 54 %	35 %
		2	0	—	—	—	—
		3	0	—	—	—	—
		4	0	—	—	—	—
B	5	1	2	9 65	2 10	81 % 87 %	84 %
		2	4	5 7 10 —	49 120 80 2	9 % 5,6 % 11 % 0	8 %
		3	1	48	2	96 %	96 %
		4	1	132	67	66 %	66 %
		5	0	—	—	—	—
C	2	1	0	—	—	—	—
		2	0	—	—	—	—
D	3	1	2	— —	52 11	0 0	0
		2	3	— — —	246 89 97	0 0 0	0
		3	0	—	—	—	—

Par cette série d'expériences, nous réussissons donc l'*élevage complet et continu de l'espèce* sous ses deux formes. Une des questions soulevées par l'étude de cette espèce trouve maintenant sa réponse : les agames pondeuses mixtes sont en toute certitude une réalité, puisque c'est précisément cette catégorie que révèlent la plupart de nos résultats, en dehors de quelques agames gynéphores strictes.

Avant de tirer toutes les autres conclusions du tableau XXVI, nous compléterons les résultats qu'il apporte avec ceux que nous ont donnés des expériences, plus simples mais plus nombreuses. Ces expériences (semblables à celles que nous avons décrites pour *Pediaspis sorbi*, p. 476) consistent à utiliser des agames sorties d'un même amas pluriloculaire, bien défini, non obtenu expérimentalement, mais *récolté naturellement*. Nous supposons qu'un tel amas, trouvé éloigné de tout autre amas semblable, d'au moins plusieurs décimètres de terre, est le fruit de la ponte d'une femelle sexuée. La même supposition, faite dans le cas de *Pediaspis sorbi*, s'est révélée valable. Quatre groupes pluriloculaires sont utilisés dans ce but.

c) Expériences réalisées avec femelles agames « groupées » d'origine naturelle. — Nous excluons du tableau ci-dessous un grand nombre d'expériences du même type, parce que les groupes pluriloculaires utilisés alors sont trouvés en gros amas, trop peu isolés les uns des autres près de la surface du sol. Dans ce cas, il est en effet contestable que chacun de ces amas provienne d'une unique femelle sexuée. Nous n'exploitons les résultats de ces dernières expériences (dont le sens général n'est pas différent de celui du tableau XXVII) que pour les calculs du rapport des sexes (p. 494) et du nombre des catégories biologiques des agames (ci-dessous).

d) Résumé des résultats. — Il résulte, de l'ensemble des expériences réalisées sur cette espèce, que :

1° Il existe bien 3 catégories d'agames, respectivement gynéphores, androphores et mixtes.

Sur 117 *agames* utilisées expérimentalement avec succès :

— 44 se révèlent *purement gynéphores* et 2 autres produisent 0,9 et 1,5 % de mâles;

— 29 se révèlent *purement androphores* et 26 produisent au moins 90 % de mâles, très souvent une ou quelques femelles seulement en face de dizaines ou centaines de mâles;

— les 13 autres produisent des *mélanges variés de sexués* des 2 sexes, mais 3 seulement donnent un mélange voisin du rapport des sexes de l'espèce (45 % de mâles).

2° La production *de 1 ou 2 hétérosexués*, dans une ponte homogène d'un autre sexe, paraît bien être un *phénomène accidentel* (malgré sa fréquence). En effet, une seule parmi plusieurs galles formées par une même agame peut montrer cette particularité (exemples : tableau XXVII, V, n° 3 ou 4).

3° A cet accident près, la descendance d'une même agame est d'un type caractéristique. Mais le cas des agames à ponte mixte montre qu'il est nécessaire d'apprécier l'ensemble de la ponte et pas seulement des galles isolées (exemple : tableau XXVI, A, n° 1).

4° Les diverses agames descendant d'une même femelle sexuée peuvent être de types différents. Ceci résulte d'une part du tableau

Tableau XXVII

Forme agame		Forme sexuée				
Groupe de galles	Nombre de ♀ agames utilisées	N°	Nombre de de galles obtenues par agame	Sexe des insectes produits ♂	Sexe des insectes produits ♀	% de ♂ par agame
X	7	1	2	— —	14 164	0 %
		2	2	— —	191 144	0 %
		3	2	— —	73 62	0 %
		4	4	— — — —	112 40 38 102	0 %
		5	3	— — —	47 88 55	0 %
		6	1	—	191	0 %
		7	2	157 112	1 10	96,5 %
V	6	1	2	135 44	9 3	93 %
		2	1	—	95	0 %
		3	3	— — 1	121 132 103	# 0 %
		4	3	1 — —	214 102 92	# 0 %
		5	1	125	—	100 %
		6	2	— 2	217 216	# 0 %
Y	3	1	1	—	114	0 %
		2	2	55	3	96 %
		3	1	20	1	95 %

Tableau XXVII *(suite)*.

Forme agame		Forme sexuée				
Groupe de galles	Nombre de ♀ agames utilisées	N°	Nombre de galles obtenues par agame	Sexe des insectes produits ♂	Sexe des insectes produits ♀	% de ♂ par agame
Z	3	1	3	— — —	270 120 157	0 %
		2	2	104 171	6 10	90 %
		3	1	—	63	0 %
		4	3	123 175 130	6 — —	98,5 %
		5	4	152 94 10 12	— — — —	100 %
		6	5	— — — — —	138 144 107 120 109	0 %
		7	2	115 240	— —	100 %
		8	5	— — — — —	150 113 135 75 50	0 %

XXIV (exemple B) où nous voyons descendre d'une même femelle une agame à dominante androphore (B, n° 3 avec 96 % de mâles), une agame à dominante gynéphore (B, n° 2 avec 92 % de femelles) et une agame ayant donné des descendants des 2 sexes dans une proportion non éloignée de l'équilibre (B, n° 4 avec 66 % de mâles). Cette conclusion est encore plus nette d'après le tableau XXVII (exemples les plus frappants : Y et Z).

5° Les sexués utilisés pour la première série d'expériences (tableau XXVI, A, B, C) proviennent de galles parfaitement unisexuées et engendrent, après la forme alternante agame, des populations dont aucune n'est purement unisexuée. Le caractère de la spécialisation des pontes n'est donc pas fixé avec stabilité.

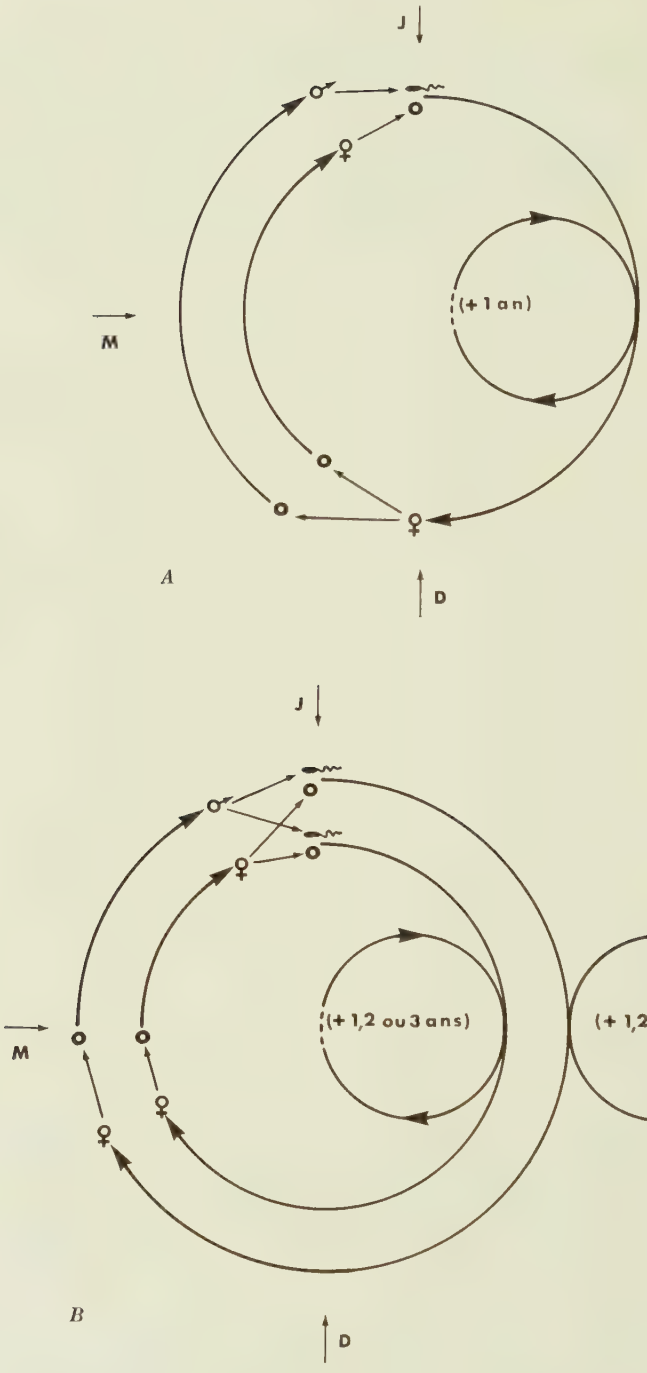


Fig. 13. — Représentation schématique des cycles de reproduction
A : de *Biorhiza pallida* (p. p.) ; *B :* de *Pediaspis aceris.*
(J : juin ; D : décembre ; M : mars.)

Conclusion. — Il résulte de l'ensemble de cette étude sur *Biorhiza pallida* que cette espèce est susceptible de se reproduire selon des modalités variées. On peut admettre que l'une de ces modalités (avec agames bien spécialisées dans la ponte d'un seul sexe) est *semblable à celle de Pediaspis aceris*. Mais une autre (avec agames pondeuses mixtes) est *encore plus simple* sur le plan théorique. Elle peut être représentée selon le schéma A de la figure 13. Dans le cas de cette modalité, *c'est au niveau d'une femelle agame (pondeuse mixte) que s'effectue la détermination du sexe de la génération sexuée immédiatement suivante*. C'est le cas le plus simple que l'on trouve chez les Cynipides hétérogoniques.

C. — *LE CAS D'*ANDRICUS QUERCUSRADICIS (FABRICIUS, 1798) MAYR, 1882

Nous avons déjà exposé, au chapitre II (VI, *A*), les principaux caractères biologiques de cette espèce. Nous avons vu que la galle de la forme agame est située ordinairement au collet ou sur les grosses racines de Chêne (à trois reprises seulement, nous avons trouvé une galle sur jeune tige, à quelques centimètres au-dessus du sol). Cette galle volumineuse est pluriloculaire (comme l'est, pour la forme sexuée, celle de *Biorhiza pallida*). On peut supposer qu'une telle galle est le fruit de la ponte d'une seule femelle sexuée *(A. trilineatus)*. Dans les deux espèces étudiées précédemment, cette même supposition s'est trouvée confirmée par les élevages expérimentaux. Ici, dans le cas d'*A. radicis*, nous avons même affaire à des galles bien individualisées, et non à des amas comme dans les deux espèces précédentes. Par contre le risque de récolter une galle issue des pontes de deux femelles sexuées, ayant choisi de piquer au même endroit du collet d'un arbre, est plus grand que pour les formes sexuées de *Pediaspis* et *Biorhiza* qui vont, plus profondément dans le sol, piquer une radicelle. Si ce fait existe (ADLER semble l'avoir rencontré au moins une fois), il ne peut être fréquent, compte tenu de la relative rareté de la galle. D'ailleurs, l'élevage expérimental de cette galle est beaucoup plus difficile à entreprendre que pour les formes radicicoles des deux espèces précédentes, car il nécessite l'utilisation de gros arbres. Nous effectuons donc nos expériences pour cette espèce à partir de galles (d'agames) récoltées naturellement. Seule ici, la deuxième génération (sexuée) est obtenue expérimentalement, au contraire des deux espèces précédemment étudiées. Pour compenser cette infériorité qualitative, nous réalisons un très grand nombre d'expériences. (Les conditions expérimentales de la production des sexuées par les agames sont déjà décrites au chapitre II, VI.) Le compte rendu en est simplifié par rapport aux cas précédents. Le nombre des sexués obtenus dans chaque

expérience n'est pas mentionné, mais seulement le nombre d'agames révélées gynéphores ou androphores, issues de chaque galle pluriloculaire. Le total des sexués obtenus dans la série entière d'expériences avoisine 10 000.

Tableau XXVIII

Galle d'origine	Nombre d'agames libérées	Agames utilisées ayant pondu	Agames androphores	Agames gynéphores
A	46	12	12	—
B	39	2	—	2
C	94	12	9	3
D	79	8	7	1
E	6	2	—	2
F	11	5	—	5
H	26	4	4	—
I	438	10	7	3
J	175	7	—	7
K	82	19	3	16
L	180	40	12	28
M	107	9	2	7
N	31	5	1	4
O	79	4	—	4
P	87	6	5	1
Q	68	3	1	2
R	206	9	2	7
S	48	4	3	1
T	257	5	5	—
U	83	5	5	—
V	108	7	4	3
W	125	8	8	—

Analyse des résultats.

— Les agames *A. radicis* sont *androphores* ou *gynéphores* d'une façon *le plus souvent parfaite*. Cependant, il arrive qu'une ou quelques femelles soient produites à côté de nombreux mâles.

— Un peu plus de la moitié des galles libèrent des agames des deux catégories. Cela signifie que les femelles sexuées (*A. trilineatus*) ont dans ce cas des pontes non homogènes. Elles peuvent engendrer des agames gynéphores et des agames androphores. Il semble toutefois qu'il y ait prédominance d'une catégorie sur l'autre.

Dans ces cas, *le mode de répartition des sexes serait intermédiaire entre celui de Pediaspis aceris* ou *Biorhiza pallida* (avec agames spécialisées) *et celui de Neuroterus quercusbaccarum*, et tendant plutôt vers ce dernier.

— Nous ne pouvons exclure la possibilité de l'existence de galles

ne libérant qu'une seule catégorie d'agames. Ces galles résulteraient de la ponte homogène de femelles sexuées (*A. trilineatus*). Dans ce cas, le mode de répartition des sexes serait semblable tout à fait à celui de *Neuroterus quercusbaccarum*.

D. — LE CAS D'ANDRICUS KOLLARI (HARTIG, 1843) BENSON, 1953

La galle de la forme agame de l'espèce (longtemps appelée *Cynips kollari*) est une des galles de Chêne les plus connues. C'est BEIJERINCK (1902) qui a obtenu, par la ponte de l'agame sur *Quercus cerris*, des galles et adultes sexués d'une forme connus alors sous le nom d'*Andricus circulans* Mayr, 1870. Il ne put cependant obtenir la deuxième partie du cycle, c'est-à-dire des galles et adultes de la forme *kollari* par la ponte des femelles sexuées *circulans*. MARSDEN-JONES (1953) a repris les expériences de BEIJERINCK et les a confirmées. De plus, il a obtenu à partir de femelles *circulans* quelques galles de la forme *kollari*, mais pas d'adultes cependant. Des résultats de même sens ont été obtenus, en même temps, par NIBLETT (1953-1954). Cette espèce, qui ajoute l'hétérœcie à l'hétérogonie, est donc biologiquement très spécialisée.

1° *Observations concernant la forme agame* **Andricus kollari.**

PLANTES-HÔTES : Bretagne : *Quercus pedunculata, Quercus sessiliflora.* — La Rochelle : *Quercus pedunculata, Quercus pubescens.*

a) ***La galle.*** — Elle se trouve à l'aisselle d'une feuille, sur un rameau de printemps (fig. 21 *A*). Elle peut apparaître dès le début de mai, ou plus tardivement jusqu'en juillet. L'examen des stades très jeunes de la galle montre qu'elle est projetée à partir de la base du bourgeon axillaire dans le plan du pétiole ou plus souvent, d'un côté ou de l'autre de celui-ci. Le bourgeon lui-même reste ordinairement intact et susceptible de développement, bien que l'accroissement ultérieur de la galle puisse le comprimer à l'excès. La maturité est atteinte ordinairement en août, mais avec des tailles très différentes : de 29 mm de diamètre à 7 ou 8 mm (pour des spécimens ayant effectivement libéré des adultes). La forme et la couleur sont aussi très variables (voir chapitre V). Des galles doubles ou triples, fusionnées, sont fréquentes. Nous constatons même le cas, unique, d'une galle « *kollari* » développée sur une autre galle de même espèce.

b) ***Les insectes.*** — La sortie a lieu surtout de la fin d'août au début d'octobre. Des sorties tardives, en novembre, sont tout à fait excep-

tionnelles. Mais une certaine proportion des larves ne se métamorphose que l'année suivante et donne alors des adultes dès juin.

La ponte s'effectue aisément dans les bourgeons de *Quercus cerris*.

Les œufs sont facilement retrouvés à la dissection. Ils sont placés entre les jeunes feuilles embryonnaires. Chacun est fixé à l'une de celles-ci par son pédoncule. Nous examinons plus loin (chapitre IV) l'éventualité de la ponte sur d'autres espèces de Chêne.

2° *Observations concernant la forme sexuée* **Andricus circulans.**

a) ***La galle.*** — Elle est ovoïde, petite (de 2 à 3 mm de haut), rougeâtre puis brune ou jaune pâle. Elle se forme au sein des bourgeons de Chêne *cerris*. La croissance durant l'hiver est très lente, et elle ne devient visible qu'en mars ou avril, près de la maturité. Ordinairement, les galles sont isolées ou par deux, dans un bourgeon, mais dans nos expériences nous récoltons jusqu'à 31 galles dans le même bourgeon (pl. V, *C, 1*).

b) ***Les insectes.*** — Les sorties des adultes ont lieu en avril et début mai, dans les premières heures du jour. L'accouplement peut être obtenu en tube d'élevage. C'est dans cette espèce de Cynipide qu'il se produit avec le plus de facilité. Sa durée est variable, mais en moyenne d'une demi-minute.

La femelle sexuée pond dans les bourgeons végétatifs des divers Chênes (pédonculé, sessile, pubescent), avec une prédilection pour les bourgeons en voie de débourrement. Le synchronisme entre la période de sortie des insectes et celle du développement des bourgeons n'est pas toujours réussi, cette dernière étant souvent en avance. Nous pensons que ceci explique les différences d'abondance des galles de la forme *kollari* selon les années, et l'inégalité frappante dans la répartition de ces galles selon les arbres. Si les rejets de Chêne (coupés ou émondés), par exemple, sont souvent couverts spectaculairement de galles, c'est que le développement tardif de leurs bourgeons se prête exactement dans le temps à la ponte des femelles sexuées *circulans*. Par dissection des bourgeons piqués, les œufs sont retrouvés dans la position caractéristique suivante : chaque œuf est inséré, par son pédicelle, dans la nervure principale d'une ébauche de feuille tout contre le bourgeon embryonnaire axillaire. Ceci permet de comprendre la position de la galle résultante par rapport au bourgeon. Beijerinck a décrit (1883) le processus par lequel l'œuf se trouve enveloppé par le développement des tissus de la région basale du bourgeon. Bien qu'il ait cru travailler sur l'œuf de la forme *kollari* (qu'il avait tout d'abord considérée comme parthénogénétique permanente), sa description reste valable.

3° *La répartition des sexes.*

Comme dans la plupart des exemples précédents, l'étude de ce problème nécessite l'élevage expérimental de l'espèce durant au moins trois générations successives. Les expériences consistent à obtenir la ponte de femelles *circulans* fécondées, sur rameaux de Chênes (pédonculé, sessile ou pubescent) (isolés depuis au moins le début de mars), et la ponte des femelles *kollari* filles sur rameaux de Chênes *cerris* (isolés de début juin à octobre). Très souvent, dans ce dernier cas, le résultat est négatif par suite d'une ponte excessive entraînant la nécrose de tous les bourgeons piqués. Ce fait, ajouté au long isolement que doivent subir les rameaux, et aux autres causes habituelles d'échec, rend l'expérimentation assez décevante. Toutefois, dans l'ensemble de nos expériences avec cette espèce, nous obtenons 157 galles de la *forme* kollari *et, pour la première fois, des femelles agames de cette forme* au nombre de 133, ainsi que plusieurs centaines de sexués.

Dans une première série d'expériences, nous cherchons à obtenir, à partir d'une femelle sexuée, plusieurs femelles agames. Ensuite, nous cherchons à connaître le sexe des descendants de chacune de ces agames. Nous éliminons du tableau XXIX, rendant compte de ces résultats, toutes les expériences dans lesquelles aucune des agames (ou même une seulement) n'a donné

Tableau XXIX

| N° de la femelle *circulans* | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | | |

des descendants sexués. (Une deuxième série d'expériences, de principe plus complexe, est exposée à la fin du présent chapitre.)

Il résulte de cet ensemble de faits :

1° Que chaque femelle *agame* est *gynéphore* ou *androphore*, d'une façon stricte dans la majorité des cas, mais d'une façon imparfaite pour un certain nombre de femelles du deuxième type. En même temps que des mâles, une ou quelques femelles sont parfois produites.

(Dans l'espèce de Cynipide la plus voisine, *A. lignicolus* [Hartig], nous constatons au contraire que les agames sont plus parfaitement spécialisées. Nos expériences nous révèlent 16 femelles gynéphores et 15 femelles purement androphores.)

2° Que chaque femelle sexuée engendre soit des femelles gynéphores, soit des femelles androphores.

La répartition des sexes dans cette espèce (et probablement dans l'espèce voisine *A. lignicolus*) est semblable à celle de *Neuroterus quercubaccarum*, c'est-à-dire du type le plus spécialisé. La représentation schématique du cycle de développement de ce type d'espèce est envisagée à la fin de ce chapitre (fig. 14).

II. — LE RAPPORT DES SEXES DANS LA GÉNÉRATION BISEXUÉE

Nous la calculons dans trois espèces particulièrement prolifiques : pour *Andricus kollari*, sur le total de nos récoltes; pour *Andricus radicis* et *Biorhiza pallida*, sur l'*ensemble des individus sexués produits expérimentalement.*

Tableau XXX

	Nombre total d'individus	Nombre de males	% de mâles
A. kollari (f. s.) (= *A. circulans*).	383	176	45
A. radicis (f. s.) (= *A. trilineatus*).	9 298	4 057	43
B. pallida (f. s.).	19 578	8 912	45

Dans cette génération bisexuée, l'équilibre des sexes est presque réalisé.

III. — LE PROBLÈME DE L'APTITUDE A LA PARTHÉNOGENÈSE DES FEMELLES DE LA GÉNÉRATION BISEXUÉE

Nous ne disposons à ce sujet que de peu d'informations : d'une part, Doncaster (1916) a constaté que des femelles vierges de la forme sexuée *Neuroterus quescusbaccarum* pouvaient piquer les feuilles de Chêne et y déposer effectivement des ovules sans qu'aucun développement de galles en résulte. D'autre part, Picard (1931), avec *Biorhiza pallida*, n'a pas non plus obtenu de galles malgré l'utilisation de près de 200 femelles vierges.

Pourtant, l'éventualité d'un développement parthénogénétique est admis plus ou moins dubitativement, par certains auteurs (Berland, *in* Grassé, 1951).

Nous étudions ce problème principalement sur les espèces hétéroïques très spécialisées, du genre *Andricus* d'une part, et d'autre part sur les espèces les plus primitives : *Pediaspis aceri* et *Biorhiza pallida*.

Les conditions opératoires sont les mêmes que celles qui sont décrites pour l'expérimentation dans chacune des espèces. La seule différence consiste dans l'absolue nécessité de n'utiliser que des femelles vierges. Le meilleur moyen d'obtenir de telles femelles est de réaliser l'élevage des sexués à partir de femelles agames. En effet, les agames produisent, d'une façon quasi parfaite, des descendances d'un seul sexe (sauf pour une petite partie, inutilisable ici, des agames, dans l'espèce *Biorhiza pallida*). En conservant séparément les lots de galles provenant d'agames différents, on obtient des sexués d'un seul sexe et, en particulier, des femelles dont la virginité est certaine.

1° *Les cas d'*Andricus kollari *f. s.* (= A. circulans) *et d'*Andricus lignicolus *f. s.* (= A. vanheurni).

Les femelles vierges de ces deux formes piquent les bourgeons idoines, tout aussi volontiers que les femelles fécondées. Elles déposent effectivement des œufs (comme l'a déjà noté Marsden-Jones [1953]) dans une situation correcte.

Les séries d'expériences suivantes sont entreprises pour éprouver l'éventualité d'un développement de galle :

Pour la forme *circulans*, 16 expériences avec 62 femelles vierges.

Pour la forme *vanheurni*, 8 expériences avec 46 femelles vierges.

Lors de plusieurs de ces expériences, des femelles sont vues en ponte. Mais aucun début de développement n'est jamais observé. Ces résultats

confirment et étendent ceux de Doncaster, sur *Neuroterus quercusbaccarum* : dans les espèces hétérogoniques à cycles de *type complexe, la femelle de la génération sexuée n'a plus aucune aptitude à la parthénogenèse.*

2° *Le cas de* Pediaspis aceris *(f. s.).*

Dans cette espèce, les femelles vierges piquent les radicelles d'Erable et y déposent des œufs assez facilement. Cinq expériences sont réalisées avec 37 femelles vierges et donnent les résultats suivants : dans quatre expériences, des galles se développent. Elles apparaissent dans les délais habituels à l'espèce, et au bout d'un an montrent des larves de la taille normale. Certaines d'entre elles se métamorphosent et produisent des femelles de la forme agame *sorbi.*

L'aptitude à la parthénogenèse thélytoque des femelles de la génération sexuée est ainsi démontrée dans cette espèce. L'accouplement de ces femelles n'est donc pas nécessaire à l'accomplissement du cycle de reproduction.

3° *Le cas de* Biorhiza pallida *(f. s.).*

Huit expériences sont entreprises avec un lot de 10 femelles vierges pour chacune. Dans l'une d'elles, une galle *aptera* se forme sur une racine.

Dans cette espèce aussi, l'œuf de la femelle sexuée a donc la capacité de se développer sans être fécondé. Cette capacité est certainement assez réduite d'ailleurs. En effet, le résultat de la présente série d'expériences est nettement plus faible que celui de la série (d'importance voisine) réalisée avec des femelles fécondées (voir p. 483). Il est plus faible aussi que celui de la série précédente réalisée avec *Pediaspis aceris* (f. s.) vierges.

IV. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU PROBLÈME DE LA DÉTERMINATION DU SEXE CHEZ LES CYNIPIDES HÉTÉROGONIQUES SPÉCIALISÉS

Dans ce domaine, l'essentiel de nos connaissances est dû aux travaux déjà signalés de Doncaster, sur *Neuroterus quercusbaccarum.* Cet auteur cherchait à élucider le mécanisme cytologique de la détermination du sexe en général, mais l'espèce choisie se trouva être un cas tout à fait à part dans le monde animal et d'une extrême complexité. Il reste que cette étude de Doncaster, précisée par son conti-

nuateur Dodds (1938-1939), est, pour les Cynipides, la plus détaillée. Elle n'a d'ailleurs pu être dépassée du fait des limites naturelles du matériel, en particulier de la difficulté, générale chez les Hyménoptères, à mettre en évidence des hétérochromosomes.

L'ensemble des travaux de Doncaster et Dodds conduit aux résultats suivants :

Les femelles agames pondent des œufs qui subissent deux phénomènes différents possibles : les œufs destinés à donner des femelles sexuées ne subissent pas de division de maturation; les œufs destinés à donner des mâles subissent une division réductrice avec rejet d'un globule polaire.

Les femelles sexuées pondent des œufs qui subissent une double division de maturation et sont donc réduits. Il ne paraît pas possible de voir des différences régulières entre les œufs pondus par diverses femelles.

Les mâles, dont le tissu germinal est haploïde, montrent, lors de la spermatogenèse, une première division abortive, suivie d'une deuxième division amenant à deux spermatides haploïdes. Il ne paraît pas possible de distinguer de différence notable entre les phénomènes de spermatogenèse de divers mâles. Les phénomènes se déroulent de façon semblable chez les autres espèces (*Biorhiza pallida, Trigonaspis megaptera, Andricus curvator, Andricus fecundator*). A la fin de ses recherches, Doncaster a renoncé à fournir une interprétation complète de la détermination du sexe chez *Neuroterus quercusbaccarum*. Mais la confrontation de ses résultats cytologiques et du cycle biologique de l'espèce a conduit ensuite de nombreux auteurs (Vandel, 1931; Berland, 1951) à penser que la détermination des deux sortes de femelles sexuées (les pondeuses d'agames gynéphores et les pondeuses d'agames androphores) doit se produire dans l'ovaire des femelles agames productrices de femelles bisexuées (fig. 14 *A*).

Mais il est difficile de comprendre que le phénomène de détermination en question se produise au niveau des femelles agames gynéphores, car les œufs parthénogénétiques qu'elles pondent sont élaborés sans élimination de globules polaires. Par contre, les femelles agames androphores pondent des œufs subissant une maturation réductionnelle avec émission d'un globule polaire qui, à priori, peut engendrer la diversité. Dans cette perspective, nous pouvons imaginer l'existence de deux types de mâles produisant respectivement deux types de spermatozoïdes à potentialités génétiques sexuelles différentes. Avec cette hypothèse, nous pourrions comprendre que les femelles sexuées, physiologiquement équivalentes, fécondées chacune une seule fois (comme c'est bien la règle), par les mâles de deux types, engendrent des descendants de deux types : des agames gynéphores ou des agames androphores. C'est-à-dire que les femelles sexuées ne seraient pas différentes à l'origine, mais le deviendraient après l'accouplement (fig. 14 *B*).

Nous essayons de vérifier notre hypothèse par le moyen d'expériences biologiques conformes au principe suivant :

Après avoir accouplé un même mâle avec plusieurs femelles, nous élèverons la descendance jusqu'à la troisième génération :

— si les petits-enfants sont de sexes différents, notre hypothèse se trouvera infirmée;

— si les petits-enfants sont de sexes identiques, notre hypothèse ne le sera pas.

Nous effectuons ces expériences dans le cadre de l'espèce *Andricus kollari*. Le cycle biologique y est, comme nous venons de le voir, du type *Neuroterus*. Les agames androphores y ont certes l'inconvénient

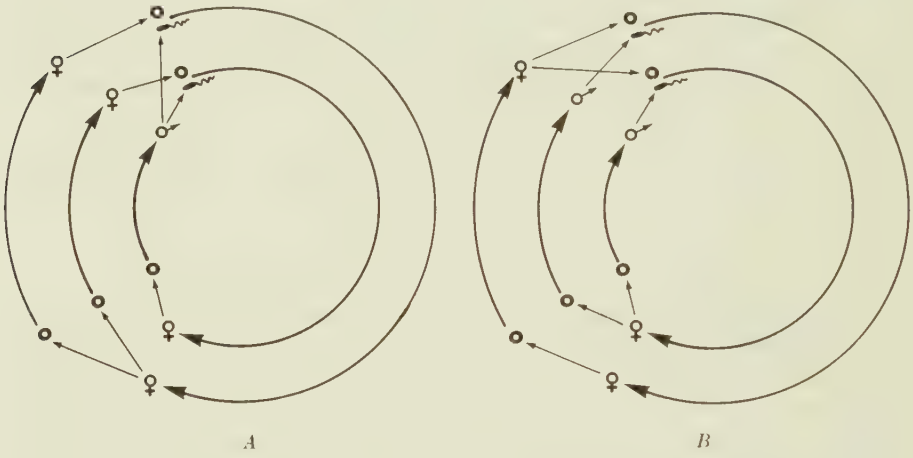


Fig. 14. — Représentation schématique du cycle de reproduction d'un Cynipide hétérogonique complexe *(Neuroterus quercusbaccarum, Andricus kollari)*.

A : dans l'hypothèse de femelles sexuées différentes; *B* : dans l'hypothèse de mâles différents.

de produire accidentellement quelques femelles bisexuées, avec une fréquence sûrement plus grande que dans d'autres espèces *(Andricus radicis, Biorhiza pallida)*. Mais le cycle de développement y est relativement rapide. Et surtout, c'est l'espèce où le mâle se prête le mieux à des accouplements successifs, condition primordiale dans notre propos. En effet, nous parvenons à faire s'accoupler un mâle jusqu'à douze fois de suite. Dans nos expériences, nous nous contentons de séries de 3, 4 ou 5 femelles accouplées successivement à un même mâle. Dans ce cas, nous vérifions que les vésicules séminales de celui-ci contiennent ensuite encore un peu de sperme, ce qui prouve que toutes les femelles ont bien été imprégnées. Bien que le mâle soit généralement actif, dans cette espèce, son appétence sexuelle peut être irrégulière (Beijerinck lui-même n'a pu observer l'accouplement dans cette espèce), et la mise en route d'une expérience requiert ici beaucoup de patience. Nous choisissons souvent, pour constituer une série, des

femelles sexuées provenant expérimentalement d'une même agame-souche (dans le tableau XXXI, elles sont reliées par un encadrement supplémentaire). Une vingtaine de séries d'expériences sont entreprises, mais seules sont utilisables ici celles qui offrent en résultat des descendants sexués d'au moins deux des femelles sexuées initiales d'une même série.

Dans les quatre séries, nous avons des femelles sexuées fécondées engendrant toutes des agames de même type, ici des androphores (certaines de celles-ci produisent aussi quelques femelles, mais avec une fréquence qui a déjà été constatée auparavant dans cette espèce, voir tableau XXIX).

En résumé, à moins qu'il ne s'agisse d'une convergence de hasard, nous pensons que ces résultats expérimentaux *confirment* l'hypothèse de la diversité génétique des mâles, au point de vue de la transmission du sexe. Certes, le nombre de nos expériences réussies est-il peut-être trop restreint. Cependant, ces résultats sont en accord avec la théorie de la détermination du sexe chez *Habrobracon* (Hyménoptère de la superfamille voisine des *Ichneumonoidea*), élaborée par P. W. Whiting (1940, 1943) et A. R. Whiting (1961). On sait que cette théorie est essentiellement basée sur l'existence de plusieurs types (alléliques) de mâles, en ce qui concerne les potentialités héréditaires

Tableau XXXI

Première génération	Série		I			II					III			IV				
	Femelles sexuées initiales.		a	b	c	a	b	c		d	a	b	c	a	b	c	d	e
Deuxième génération	Nombre d'agames produites.		1	7	5	1	1	8		6	5	4	2	4	4	1	0	0
	Nombre d'agames ayant donné une descendance.		1	4	2	1	1	7		0	2	1	2	3	3	1		
Troisième génération	Sexe des descendants de chaque agame.	♂	107	42	14	122	6	60	302	18	28	33	4	8	5	4	1	97	4	1	4	3	1	12	42	31	1	65	2
		♀			2	1		8	1	1	11	12	5	2							3			1	2	1	2	2

sexuelles. Nous proposons donc d'admettre que, chez les Cynipides hétérogoniques complexes aussi, la détermination du sexe est fondée sur l'existence de mâles génétiquement différents (de deux types au moins). Mais le cycle biologique de ces Cynipides est beaucoup plus compliqué que celui d'un Hyménoptère ordinaire. Nous devons donc envisager les implications de notre hypothèse aux diverses catégories d'individus d'une espèce.

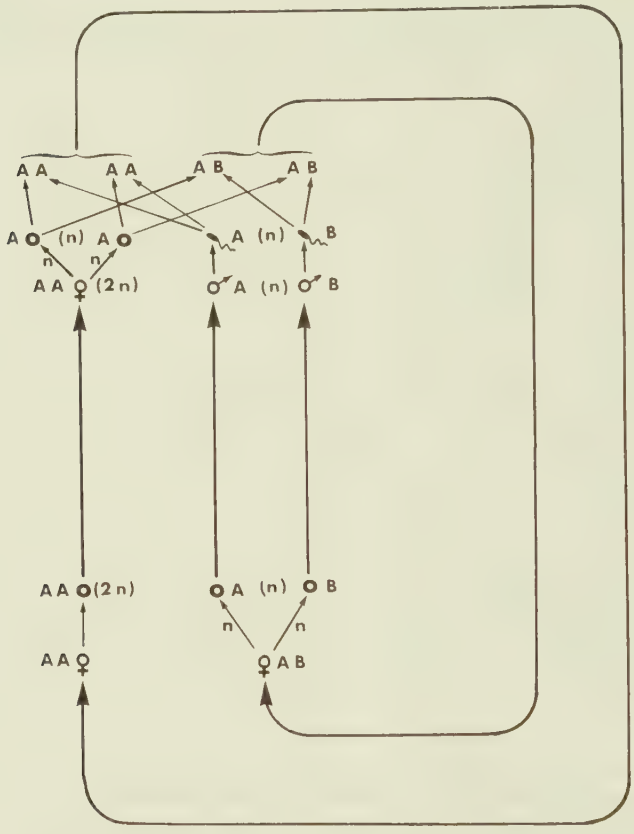


Fig. 15. — Représentation schématique de la détermination du sexe des Cynipides hétérogoniques complexes. (Niveau inférieur : *AA* : femelle agame gynéphore; *AB* : femelle agame androphore.)

S'il existe deux types de mâles, différant par des facteurs A et B (par exemple), les agames androphores (diploïdes) qui les engendrent doivent être hétérozygotes AB.

Chaque femelle sexuée (diploïde) ayant une ponte homogène, tous ses ovules doivent être équivalents; chaque femelle sexuée est donc homozygote, AA par exemple (ou BB). La femelle agame gynéphore (diploïde) qui engendre une telle femelle (sans émission de globule

polaire) est aussi homozygote AA. Comme nous avons admis, dans notre hypothèse de départ, que toutes les femelles sexuées sont équivalentes, toutes les femelles agames gynéphores sont donc homozygotes AA.

Avec ces diverses catégories génétiques, la répartition du sexe pourrait s'effectuer conformément au schéma de la figure 15.

L'existence de femelles homozygotes n'est pas en concordance avec un des principes de la théorie des Whiting. Mais nous avons déjà fait remarquer combien plus complexe que celui d'*Habrobracon* est le cas d'un Cynipide hétérogonique. De plus, nos expériences sur l'aptitude parthénogénétique des femelles sexuées des espèces *Pediaspis aceris* et *Biorhiza pallida* apportent un certain appui à l'hypothèse de l'existence de femelles homozygotes chez les Cynipides hétérogoniques. En effet, dans ces deux espèces, les agames d'origine parthénogénétique sont diploïdes (puisque femelles) et proviennent chacune d'un ovule réduit de femelle sexuée. Le redoublement chromosomique (obtenu par un phénomène cytologique que nous n'avons pas encore analysé) ne peut qu'amener un état homozygote. La production de telles femelles homozygotes par parthénogenèse n'est pas réalisable dans les espèces complexes qui nous intéressent ici, *Neuroterus quercusbaccarum* ou *Andricus kollari* (même chapitre, III). Mais leur production, actuellement, dans les espèces plus simples, peut signifier que, phylogénétiquement, ce phénomène a contribué à la réalisation de cycles complexes à partir des espèces les plus primitives.

CONCLUSION

La répartition des sexes s'effectue selon des modalités variées chez les Cynipides gallicoles. Ces modalités peuvent être classées par ordre de complexité croissante. Aussi, le phénomène qui préside à cette répartition prend place, chez *Biorhiza pallida* (pour une partie de l'espèce), au niveau de la génération agame précédant immédiatement la génération sexuée. Chez *Pediaspis aceris* (et le reste de l'espèce *B. pallida*), il se place au niveau de la génération sexuée du cycle précédent. Chez *Andricus kollari* comme chez *Neuroterus quercusbaccarum*, c'est au niveau encore antérieur de la génération agame du cycle précédent qu'il prend place. Le cas d'*Andricus radicis* paraît se situer entre les deux derniers, en intermédiaire.

L'expérimentation, chez *Andricus kollari*, donne à penser que dans le cas des espèces les plus spécialisées, c'est par la différenciation des potentialités héréditaires sexuelles des mâles qu'est assuré le mécanisme de la détermination du sexe.

Dans les diverses espèces où il est calculé, le rapport des sexes de la génération sexuée se montre assez uniformément proche de l'équilibre (avec un léger déficit en mâles). Dans les espèces les plus simples *(Pediaspis aceris, Biorhiza pallida)*, les femelles de la génération sexuée sont aptes à la parthénogenèse. Par contre, dans les espèces les plus complexes comme *Neuroterus quercusbaccarum* (Doncaster), *Andricus kollari* et *Andricus lignicolus*, ces mêmes femelles sont totalement privées de cette capacité.

CHAPITRE IV

LA PARTHÉNOGENÈSE INDÉFINIE CHEZ LES CYNIPIDES DU CHÊNE

Ce mode de reproduction était, jusqu'ici, *considéré comme obligatoire*, pour les quatre espèces suivantes : *Andricus seminationis* (Giraud, 1859) Mayr, 1882; *A. albopunctatus* (Schlechtendal, 1870) Mayr, 1882; *A. marginalis* (Schlechtendal, 1870) Mayr, 1882; *A. quadrilineatus* Hartig, 1840.

C'est Adler (1881) qui montra l'aptitude particulière de ces formes *agames* à se reproduire, directement sous cette forme agame, en produisant une galle identique à celle dont ils sont issus. On admet ordinairement que ces espèces ont « perdu » leur formes sexuées au cours de leur évolution. Mais on ne sait rien des conditions de cette « perte », ni des formes sexuées elles-mêmes. Nous étudierons ce problème, sur les trois dernières espèces citées, la première *(A. seminationis)* ne se trouvant pas dans notre région.

Ce même type de reproduction était aussi admis par certains auteurs pour des *races* des espèces du genre *Andricus*, hétérogoniques hétéroïques, en particulier pour *Andricus kollari*. Nous étudierons ce dernier cas ensuite.

I. — LE CAS D'*ANDRICUS ALBOPUNCTATUS* (Schlechtendal)

D'après Adler, les individus agames de cette espèce pondent (au Schleswig) en avril, et déterminent la production de galles du type *albopunctatus* en mai suivant. Il obtint ainsi 5 de ces galles, en déposant 10 insectes sur un jeune chêne.

A. — OBSERVATIONS CONCERNANT LA FORME ALBOPUNCTATUS *(f. a.)*

Plantes-hôtes : *Quercus pedunculata* (Bretagne, La Rochelle); *Quercus sessiliflora* (Rennes).

1° La galle.

Elle se trouve assez abondamment, mais irrégulièrement. Elle se développe à l'emplacement d'un bourgeon d'un rameau de l'année précédente, ou âgé de 2 ans. Exceptionnellement, elle se trouve dans un bourgeon qui donne aussi un rameau. Elle peut être vue dès fin mars, mais surtout en avril et mai et tombe à maturité. Elle est subcylindrique, terminée par une petite pointe, de couleur verte ou violacée, marbrée de taches blanches, lisse et glabre (fig. 16, *A*).

Certaines galles persistent sur l'arbre, parce que, parasitées, elles n'évoluent pas normalement.

2° L'insecte adulte.

Sortie : en mars de l'année suivante, et plus rarement au début d'avril.

3° La reproduction.

A ce sujet, nous avons été intrigués par une série de faits, qui sont en contradiction avec la thèse d'Adler :

a) Des galles peuvent être vues très précocement (21 mars) à une époque où les adultes supposés responsables sont seulement en voie de sortir de leur galle.

b) Nous récoltons à 15 reprises différentes des galles sur des rameaux, pourtant isolés de tout insecte depuis janvier, décembre ou même octobre précédents, c'est-à-dire bien avant la sortie et la ponte éventuelle (en mars) d'*A. albopunctatus*.

c) Cherchant à observer la ponte d'*A. albopunctatus* dans des bourgeons dormants de rameaux, lieu de formation habituel de la galle, nous n'observons rien de ce genre. Par contre, des individus déposés en cristallisoir sur des rameaux peuvent piquer des bourgeons terminaux, bien que rarement d'ailleurs.

Ces remarques nous amènent à reprendre les expériences d'Adler sur cette espèce.

B. — EXPÉRIENCES CONCERNANT LA REPRODUCTION

1° Expériences préliminaires.

Nous déposons sur des rameaux isolés, depuis au moins janvier, des femelles *albopunctatus*. Les résultats suivants sont fournis par 8 expériences positives sur les 14 entreprises :

Tableau XXXII

Expérience n°	Forme albopunctatus		Résultats obtenus					
				Type nouveau Z				
				Galle		*Insectes*		
	Nombre de ♀ utilisées	Dates	Galles *albopunctatus*	Nb	Apparition	Sortie	Nb	Sexe
1	5	5 III	—	20	16 IV	20 VI	2	♂
2	4	5 III	—	10	16 IV	16 VI	6	♂
3	1	18 III	—	7	fin V	7 VI	3	♂
4	1	1 IV	—	17	fin V	9 VI	9	♂
5	3	1 IV	7	24	fin V	7 VI	18	♀
6	1	1 IV	2	28	fin V	—	24	♀
7	3	1 IV	3	12	fin V	7 VI	6	♂
8	1	18 III	2	28	fin V	5 VI	21	♂

ÉTUDE DE CES RÉSULTATS

a) Les galles typiques de la forme *albopunctatus* constatées ont-elles été déterminées par les femelles agames mises en expériences (thèse d'Adler) ?

Nous ne le pensons pas, car de telles galles sont aussi constatées sur des rameaux témoins voisins, préalablement isolés, mais sur lequels aucun *A. albopunctatus* n'est déposé, ou sur lesquels des Cynipides différents comme *A. radicis*, *A. sielboldi*, ou *A. quadrilineatus* sont mis en expérience.

b) Si des agames *A. albopunctatus* ne déterminent pas de galles identiques dans les mois qui suivent immédiatement, ne sont-elles pas responsables de galles qui se développeraient un an après (comme nous l'avons signalé précédemment pour quelques espèces, par exemple *A. sieboldi* et *A. callidoma*) ?

Afin de contrôler cette éventualité, quatre des rameaux correspondant à certaines des expériences précédentes sont maintenus isolés de l'extérieur, une année supplémentaire, en vie végétative normale. Aucune galle ne s'y développe.

c) Les *galles* et les *insectes* du type, provisoirement appelé « Z », sont *entièrement nouveaux :*

1° La *galle* du type « Z » : elle est située dans le limbe d'une feuille, près de la nervure principale ou sur le bord, dans une échancrure. Elle apparaît sur les deux faces de la feuille qui est déformée, souvent recroquevillée. La galle est globuleuse, uniloculaire, d'environ 1,7 mm de diamètre, recouverte d'écailles courtes, saillantes et de poils blancs, très nombreux, constituant un feutrage autour de la galle.

2° Les *insectes* du type « Z ». — *Sortie :* fin mai et début juin. *Accouplement :* il peut être obtenu en tube d'élevage.

2° *Expériences concernant le rôle des insectes du type « Z ».*

Sur des rameaux isolés non seulement avant l'époque de sortie des insectes de ce type, mais avant celle de la forme agame *albopunctatus*, nous déposons des femelles fécondées par des mâles du même type. Les rameaux sont maintenus isolés ensuite un peu plus d'un an.

La moitié des expériences entreprises donne les résultats positifs suivants :

Tableau XXXIII

Expérience		Nombre de ♀ fécondées, type « Z », utilisées	Résultats	
N°	Date		Nombre de galles *albopunctatus* produites	Date
1	10 VI	4	6	V_2
2.	10 VI	6	2	V_2
3.	10 VI	8	1	V_2
4.	10 VI	4	2	V_2

Nous obtenons donc la production de galles de la forme *albopunctatus* par *l'intermédiaire d'une génération sexuée* (le type « Z »). Mais jamais, en aucun cas, nous n'observons de galle de feuille, du type « Z », dans la nature. Cette galle a donc un autre point de développement sur le chêne dans les conditions naturelles. Nous avons effectivement découvert une galle, inconnue auparavant, sur un chaton mâle qui ressemble beaucoup à la galle « Z » et que nous appelons provisoirement « W ». Il en sort, en juin également, des insectes semblables à ceux du type « Z ».

3° Expériences concernant le rôle des insectes du type « W ».

Les femelles piquent les très jeunes bourgeons des rameaux de printemps (pl. IV, *E*), très longuement, en déposant un œuf en plein cœur du bourgeon. Nous réussissons à provoquer l'accouplement de mâles et de femelles appartenant respectivement aux deux types « Z » et « W ». Nous effectuons des expériences du même principe que les précédentes avec des femelles « W » fécondées par des mâles « Z » ou par des mâles « W ».

Sur 11 expériences entreprises, 8 donnent des résultats positifs :

Tableau XXXIV

Expérience		Type « W », insectes utilisés	Résultats obtenus	
N°	Date		Nombre de galles *albopunctatus* produites.	Date
5.	7 VI	7 ♀ W × ♂ Z	3	V_2
6.	7 VI	4 ♀ W × ♂ Z	3	V_2
7.	6 VI	7 ♀ W × ♂ W	1	V_2
8.	6 VI	7 ♀ W × ♂ W	5	V_2
9.	7 VI	6 ♀ W × ♂ W	2	V_2
10.	10 VI	6 ♀ W × ♂ W	1	IV_2-V_2
11.	10 VI	6 ♀ W × ♂ W	1	IV_2-V_2
12.	10 VI	6 ♀ W × ♂ W	1	IV_2-V_2

Cette série d'expériences montre donc que la forme *albopunctatus* peut être obtenue par l'intermédiaire de la forme sexuée (« W ») récoltée naturellement.

4° Le rôle de la forme agame A. albopunctatus.

Il nous faut vérifier que l'agame *albopunctatus* détermine bien la production de la forme sexuée « W », dans les conditions naturelles. Nous vérifions préalablement que cet agame est effectivement apte à piquer des bourgeons à fleurs de chêne pédonculé. Enfin, nous réalisons une série d'expériences consistant à déposer des agames *albopunctatus* sur des rameaux, isolés auparavant, supposés porteurs de bourgeons florifères.

Sur une douzaine d'expériences entreprises, quatre montrent des résultats (tabl. XXXV) :

Tableau XXXV

Expérience n°	Forme agame . *albopunctatus*		Forme sexuée type « W »				
			Galle		*Insectes*		
	Nombre de ♀ utilisées	Date	Appa-rition	Nb	Début sortie	Sexe	Nb
1.	5	31-III	Fin IV-V	Très nomb.	21-V	♂	155
2.	5	31-III	Fin IV-V	Très nomb.	21-V	♂, ♀	203
3.	4	31-III	Fin IV-V	Très nomb.	21-V	♂, ♀	199
4.	4	31-III	Fin IV-V	Très nomb.	21-V	♂, ♀	88

Les résultats sont parfaitement concluants : les agames *Andricus albopunctatus* déterminent bien la formation de la galle « w », et engendrent des sexués. On peut même penser que les agames sont soit androphores, soit gynéphores, comme l'indique l'expérience n° 1, et bien qu'aucune recherche systématique de ce caractère n'ait été entreprise.

C. — CONCLUSION

Il résulte de l'ensemble de nos expériences, qu'*Andricus albopunctatus* se reproduit par l'intermédiaire d'une génération *sexuée*, se développant dans une galle de chaton mâle. Le développement de la forme sexuée, sur feuille (type « z »), n'a lieu que dans les conditions expérimentales et, en quelque sorte, « par contrainte ». Nous proposons d'attribuer à cette forme sexuée l'appellation *Andricus albopunctatus*, forme sexuée *barbotini* (1) f. n. Ses caractères sont les suivants :

1° Galle.

Elle est située sur chaton mâle de *Quercus pedunculata*, seule ou par 2, 3, 4, etc., et dans ce cas les galles sont accolées. Elle est de forme globuleuse, d'environ 1,5 mm de diamètre transversal et 1,7 mm de hauteur.

(1) Dédiée à M. F. Barbotin, Rennes.

Elle est constituée d'une coque mince, verte à l'état frais, puis de couleur jaune « écaille d'œuf » à brune, couverte de mamelons ou d'écailles courtes saillantes, et de nombreux poils blancs, plats, très courts à très longs (jusqu'à deux fois la largeur de la galle). Sur la coque, on peut distinguer, en arrachant les poils, des traces de sacs polliniques en bandes ou bourrelets brunâtres ainsi qu'un bouton apical (fig. 16 *B*).

L'orifice de sortie est situé vers le haut, mais latéralement.

Localités : Dinard, Rennes.

Fig. 16. — *Andricus albopunctatus*, galles.
A : forme agame; *B* : forme sexuée (= *barbotini*, f. n.).

2° *Insectes.*

a) ***Femelle.*** — Taille (sans antennes ni ailes) : 1,5 mm.

Tête : noire; tégument coriacé, modérément velu; un peu élargie en arrière des yeux, et un peu plus large que le thorax. — Espace interoculaire assez nettement plus grand que la hauteur d'un œil. — Mandibules jaunes. — *Antennes :* 13 articles; jaune dans la moitié proximale, brunie dans la moitié apicale. — Dimensions des articles (sur un spécimen) : 1° 0,112 mm de longueur sur 0,075 de largeur; 2° 0,087 mm sur 0,06; 3° 0,112 mm sur 0,037; 4° au 6° 0,087 mm sur 0,05; 7° et 8° 0,075 mm sur 0,05; 9° au 11° 0,06 mm sur 0,05; 12° et 13° 0,137 mm sur 0,05.

Thorax : noir. — *Pronotum :* coriacé, assez velu; presque toujours une région jaune rougeâtre en avant de l'aile, le long de la suture pro-mésonotale. — *Mesoscutum :* coriacé, avec quelques poils dispersés; sillons parapsidaux nets. — *Scutellum :* rugueux, modérément velu; fossettes scutellaires distinctes, lisses, brillantes. — *Mesopleures :* brillants, striés longitudinalement. — *Ailes :* pubescentes;

aréole; cellule radiale ouverte. — *Pattes :* jaune orangé, sauf hanche et tibia postérieurs, et griffes brunis. — Griffe du tarse avec dent basale.

Abdomen. — *Segment médiaire :* carènes convexes vers l'extérieur; espace intérieur aux carènes, brillant, glabre; espace extérieur, pubescent.

Abdomen s. s. : lisse, mais quelques poils antérieurement sur le 2e tergite; brun-noir dorsalement, mais brun rougeâtre ventralement; épine hypopygiale : deux à trois fois plus longue que large en vue latérale.

*b) **Mâle.*** — Caractères de la femelle avec les particularités suivantes. — Taille : 1,4 mm.

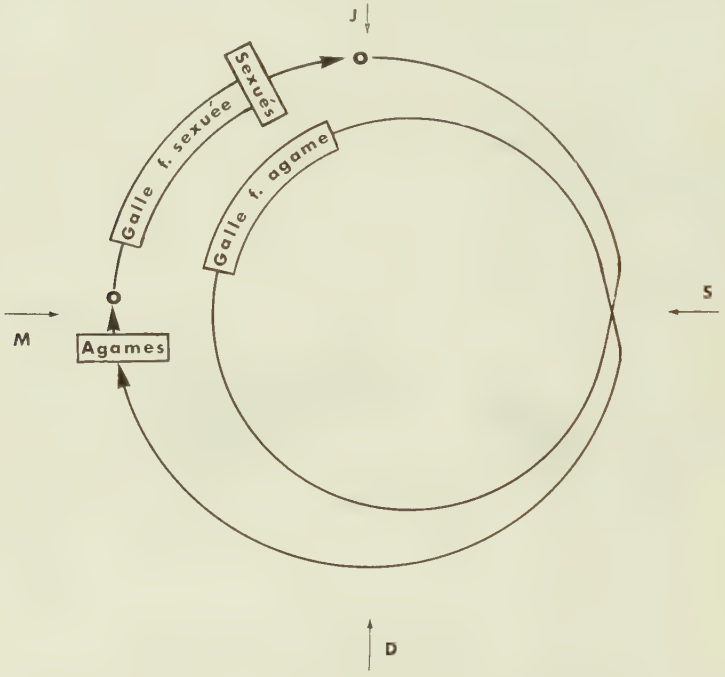


Fig. 17. — Les étapes du développement bisannuel dans l'espèce *Andricus albopunctatus* (même légende que p. 488).

Tête : non élargie en arrière des yeux. — *Antennes :* 15 articles, le 3e courbé et creusé extérieurement; les trois premiers jaunes, les autres bruns; les antennes sont plus brunes que celles de la femelle. Certains exemplaires ont des antennes presque entièrement brunes, sauf les trois premiers articles (ventralement).

Thorax. — *Pronotum :* la région jaune rougeâtre est moins fréquente que chez la femelle. — *Pattes :* jaunes, sauf partie proximale des hanches postérieures, dernier article du tarse, et griffes, brunes; parfois aussi, les hanches moyennes brunes.

Abdomen : brun rougeâtre, plus foncé dorsalement.

N. B. — Des exemplaires femelles et mâles non pas noirs, mais seulement marron, et aux antennes et pattes plus claires, peuvent se rencontrer.

Conclusion. — *Le cycle de développement d'*Andricus albopunctatus est donc du type *hétérogonique*, étalé sur deux ans. Il présente seule-

ment la particularité de montrer, *simultanément*, les *galles de la forme sexuée et de la forme agame :* la galle de chaton (forme sexuée) se développe à l'époque où apparaît aussi la galle de bourgeon (forme agame) produite par la génération sexuée de l'année précédente. Cette concomitance est certainement la cause de la méconnaissance, dont la forme sexuée a été l'objet jusqu'alors (fig. 17).

II. — LE CAS D'*ANDRICUS QUADRILINEATUS* Hartig ET D'*ANDRICUS MARGINALIS* (Schlechtendal)

Les insectes de ces deux espèces sont morphologiquement identiques. Leurs galles sont assez semblables entre elles, et distinguées essentiellement par le fait qu'elles se trouvent respectivement sur les chatons mâles de chêne (pour *A. quadrilineatus*) ou sur les feuilles (pour *A. marginalis*).

Adler (1881) a constaté la production, par *A. marginalis* et *A. quadrilineatus*, de galles respectivement semblables à celles dont ils sortent. Par contre, il n'a pas réussi à obtenir, avec une espèce, la production de galles correspondant à l'autre espèce.

Il se pose donc ici deux problèmes :

1° La *reproduction permanente, sous forme agame, est-elle réelle* ou, comme nous venons de le montrer pour *Andricus albopunctatus*, illusoire ?

2° Avons-nous affaire vraiment à *deux espèces distinctes* ?

Nous étudierons ces deux problèmes conjointement.

A. — OBSERVATIONS CONCERNANT ANDRICUS QUADRILINEATUS H.

Plante-hôte : *Quercus pedunculata* (Bretagne, La Rochelle).

1° La galle.

Elle se trouve sur un chaton mâle qui se coude souvent, à l'endroit de l'insertion de la galle.

Elle est grossièrement ovoïde, haute de 3 à 4 mm, ornée de bourrelets longitudinaux irréguliers, verte mais souvent aussi rouge en partie.

La galle jeune montre quelques poils blancs, de 2 à 3 mm de long, disparaissant par la suite (fig. 18 *A*).

Certains exemplaires montrent aussi, à l'état jeune, des traces de sacs polliniques. Elle apparaît en avril ou mai en fonction de la précocité individuelle de floraison des chênes. Nous constatons que certains arbres, plusieurs années de suite, portent cette galle en grande abondance, au contraire d'arbres voisins. La galle mûrit rapidement, se dessèche, jaunit et tombe.

2° *Les insectes.*

Sortie : en mars de l'année suivante (exceptionnellement en février ou début avril).

Ponte : des femelles agames pondent facilement en cristallisoir sur des bourgeons à fleurs (pl. V, *A*). Dans ce cas, il est aisé de retrouver par dissection les œufs pondus, déposés sur les étamines embryonnaires. Par contre, ces mêmes femelles, si elles tentent de piquer des bourgeons végétatifs, ne sont guère retenues par ceux-ci, et nous n'avons pas pu retrouver d'œufs pondus dans ce cas-là. Il est cependant certain que la ponte en bourgeon végétatif peut se réaliser dans certaines conditions de contrainte, ainsi que le prouvent nos expériences ci-dessous.

B. — OBSERVATIONS CONCERNANT ANDRICUS MARGINALIS (Schlechtendal)

Contrairement à ce que nous avons signalé précédemment (Folliot, 1961), nous avons trouvé depuis 3 exemplaires de cette galle (Dinard, 1962). Ces exemplaires se trouvaient à côté de plusieurs centaines de galles d'*A. quadrilineatus*. En dehors de son implantation sur une feuille, la galle « *marginalis* » a les mêmes caractères que celle du type « *quadrilineatus* ». Il en est de même des insectes (Eady et Quinlan, 1963).

*C. — EXPÉRIENCES CONCERNANT LA REPRODUCTION D'*ANDRICUS QUADRILINEATUS

1° *Expériences.*

Elles consistent à déposer, en mars, des femelles agames sur des rameaux supposés, soit porteurs de bourgeons à fleurs, soit uniquement végétatifs, isolés depuis au moins décembre précédent. Les résultats suivants sont obtenus dans 8 expériences réussies sur les 16 entreprises (tableau XXXVI) :

TABLEAU XXXVI

EXPÉRIENCE			RÉSULTATS								
			Type *quadrilineatus*		Type *marginalis*		Type nouveau « X »				
							Galles		Insectes		
N°	Nombre de ♀ *quadrilineatus*	Plante-hôte	Nombre de galles	Date du développt	Nombre de galles	Date du développt	Nb	Date du développt	Début sortie	Nb	Sexe
1.	4	Rameau végétatif.			2	V					
2.	4	Rameau végétatif.			1	V					
3.	4	Rameau végétatif.					2	V	2 VI	2	♂
4.	6	Rameau végétatif.			5	V-VI	7	IV-V	11 V	1 3	♀ ♂
5.	6	Rameau végétatif.			31	V-VI-VII	10	IV-V	20 V	1 9	♀ ♂
6.	1	Rameau végétatif.			3	VI					
7.	10	Rameau florifère.	17	V			12	V	23 V	9	♀
8.	4	Rameau florifère.	1	V							

2° *Analyse des résultats.*

a) *Les expériences nos 1, 2, 4, 5 et 6* montrent que des femelles *quadrilineatus* peuvent déterminer la formation de galles *marginalis*. On peut donc contraindre ces femelles à pondre en bourgeon végétatif, malgré le peu d'attirance qu'elles montrent pour ceux-ci dans les essais réalisés en cristallisoir. Nous devons mentionner, cependant, que seulement un tiers des galles *marginalis* produites sont typiques, et libèrent des adultes normaux l'année suivante. Les autres galles sont atypiques par leur faible taille, leurs sillons peu nets, leur couleur brunâtre et une courbure d'un côté. Aucune ne libère d'insecte.

Il résulte de ces expériences, comme nous l'avons déjà signalé (Folliot, 1961), que les *deux anciennes espèces Andricus quadrilineatus* et *Andricus marginalis* n'en constituent qu'une seule qui, tout comme l'espèce voisine *A. seminationis*, fonde des galles à la fois sur les chatons mâles et les feuilles de chêne. Nous avons proposé de les réunir sous le nom d'*A. quadrilineatus* Hartig, 1840, en raison des faits suivants :

1° Dans les conditions naturelles, et au moins dans l'Ouest de la France, l'espèce se reproduit parfois avec grand succès sous la forme *quadrilineatus* et seulement de façon tout à fait exceptionnelle sous la forme *marginalis*.

2° Dans les conditions expérimentales, beaucoup des exemplaires de la forme *marginalis* obtenus sont morphologiquement atypiques, montrant que la ponte contrainte sur bourgeons végétatifs n'a pas des résultats aussi parfaits que sous la forme *A. quadrilineatus* dans les conditions naturelles.

3° La forme *Andricus quadrilineatus* a été décrite par Hartig (1840) antérieurement à la forme *A. marginalis* par Schlechtendal (1870).

b) *Les expériences nos 7 et 8* reproduisent le résultat obtenu par Adler, à savoir que la forme agame *A. quadrilineatus* peut reproduire directement cette même forme. Les expériences précédemment étudiées (nos 1, 2, 4, 5 et 6) en montrant la production d'*A. marginalis* par *A. quadrilineatus* aboutissent à la même conclusion fondamentale : la *production directe d'une forme agame par une forme agame identique*.

c) *Les expériences nos 3, 4, 5 et 7* nous révèlent cependant la possibilité, pour la forme *A. quadrilineatus*, de produire des galles d'un type nouveau, provisoirement appelé « X », libérant des adultes des deux sexes. Des agames, issues de galles de la forme *A. marginalis*, produisent aussi, expérimentalement, des galles du type « X ». Ceci confirme leur identité biologique avec les agames *A. quadrilineatus*.

3° *La forme X.*

A. — LA GALLE

Elle se trouve sur chaton mâle (expérience n° 7) ou sur feuilles (expériences nos 3, 4, 5 et 6).

a) ***La galle sur chaton mâle.*** — Elle se forme dans une fleur, à un endroit où l'axe du chaton est souvent déformé (fig. 18 *B*).

Elle est ovoïde, jaune pâle à brun, terminée en un bouton brunâtre.

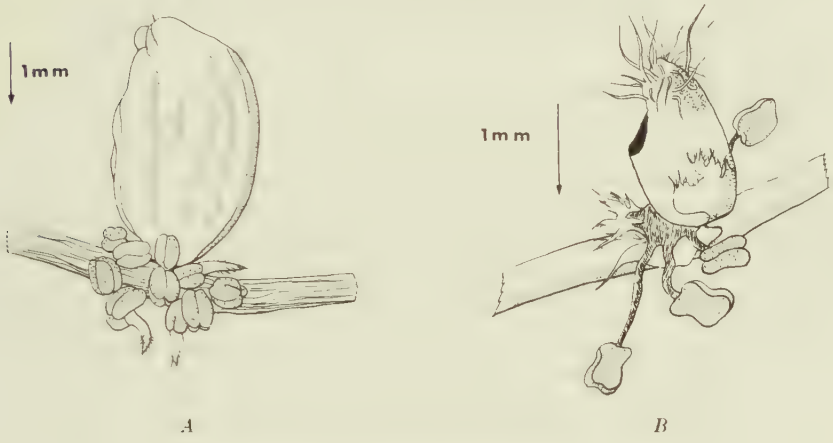


Fig. 18. — *Andricus quadrilineatus*, galles.
A : forme agame; *B* : forme sexuée X *(= kiefferi)*.

Ce bouton est parfois excentré, prenant un aspect busqué. Des vestiges de l'anthère sont visibles de part et d'autre, mais souvent mieux marqués d'un côté par deux bourrelets bruns en relief, alors que deux simples bandes brunes se voient de l'autre côté.

Elle est glabre, sauf au sommet où elle porte une touffe lâche de poils blancs, longs (jusqu'à égaler en longueur la largeur maximale de la galle).

L'orifice de sortie est dans la partie supérieure, sous le sommet.

Dimensions : hauteur, environ 1,9 mm; diamètre maximal, environ 1,2 mm.

b) ***La galle sur feuille.*** — Elle se trouve sur le bord, ou en plein limbe dans un « trou » de celui-ci (le limbe se trouvant détaché de la galle sur une partie de son pourtour).

Elle a les mêmes caractères que la galle sur chaton, à l'exception

évidemment des vestiges d'anthère. Son sommet est situé sur l'une ou l'autre des faces ou dans le plan du limbe. Quelques poils blancs sont portés par la région apicale.

Remarque. — La galle de type « X » pourrait prêter à confusion avec celle de la forme sexuée *Neuroterus albipes*, qui se forme normalement sur feuille et parfois sur axe de chaton. Nous élevons cette forme sexuée à partir de la forme agame *Neuroterus læviusculus*, afin d'effectuer une comparaison en toute certitude. Il en résulte que les galles de type « X » se distinguent des galles de *N. albipes* par les caractères suivants :

— absence d'une verrue latérale;
— pilosité beaucoup plus importante;
— présence de vestiges de l'anthère (pour les exemplaires sur chaton).

B. — LES INSECTES

a) ***Femelle.*** — *Taille* (sans antennes ni ailes) : 1,5 mm.

Tête : noire, exceptée une tache testacée plus ou moins grande, au bord interne de l'œil au niveau des antennes; un peu plus large que le thorax; à peine élargie en arrière des yeux; face un peu plus large que haute; espace interoculaire à peine plus large que la hauteur d'un œil; tégument coriacé, avec poils courts; mandibules, jaune orangé, avec dents noires. — *Antennes :* 13 articles (mais, de plus, le dernier paraît divisé en deux parfois); premier article brunâtre, 2e au 5e article, jaunes, les suivants de plus en plus brunâtres. — Dimensions des articles (sur un spécimen) : 1° 0,085 mm de longueur sur 0,06 de largeur; 2° 0,075 mm sur 0,06; 3° 0,1 mm sur 0,03; 4° au 11° 0,085 mm sur 0,05; 12° 0,06 mm sur 0,05; 13° 0,135 mm sur 0,05.

Thorax : noir. — *Pronotum :* coriacé, pubescent. — *Mesoscutum :* coriacé, presque glabre; sillons parapsidaux nets. — *Scutellum :* rugueux, modérément velu; fossettes distinctes, lisses, brillantes. — *Mesopleures :* brillants, striés longitudinalement. — *Ailes :* pubescentes; cellule radiale ouverte, aréole. — *Pattes :* jaunes, sauf dernier article des tarses, griffes, hanches et fémurs moyens et postérieurs, et tibias postérieurs, brunis.

Abdomen. — *Segment médiaire :* noir, avec carènes longitudinales courbes, convexes vers l'extérieur; espace extérieur aux carènes pubescent. — *Abdomen :* noir brunâtre, lisse, brillant; quelques poils antérieurement; épine hypopygiale courte, un peu plus de deux fois plus longue que large.

b) ***Mâle.*** — A les caractères de la femelle avec les particularités suivantes :

Tête : espace interoculaire égal à la hauteur d'un œil. Tête légèrement élargie en arrière des yeux. — *Antennes :* 15 articles, le 1er brunâtre, le 2e et la partie proximale du 3e, jaunes, les autres brunâtres. Le 3e article est courbe (concave vers l'extérieur). — Dimensions des articles : 1° 0,1 mm de longueur sur 0,05 de largeur; 2° 0,08 mm sur 0,06; 3° 0,17 mm sur 0,025; 4° au 11° 0,1 mm sur 0,05; 12° 0,08 mm sur 0,05; 13° 0,1 mm sur 0,05.

P. S. — Des spécimens plus clairs se rencontrent assez couramment. Dans ce cas, on peut noter que : le 1er article des antennes n'est pas bruni, le corps est plus marron que noir, les pattes sont moins brunes.

Inversement, des spécimens, encore plus foncés, montrent des pattes plus brunies y compris la patte antérieure.

Aux caractères de pigmentation près, les insectes de cette forme sexuée et de la forme sexuée d'*Andricus albopunctatus* sont indistincts. Par contre, leurs galles sont très différentes.

Les insectes de la forme « X » et la galle qui les contient correspondent à la diagnose et aux types (Muséum d'Histoire Naturelle de Paris) de la forme sexuée *Andricus kiefferi* Pigeot, 1900. Cette forme n'a jamais été reliée à une forme agame depuis sa découverte.

C. — LA FORME *KIEFFERI* (= « X ») DANS LES CONDITIONS NATURELLES

La galle de ce type se rencontre de façon dispersée, mais parfois en grande abondance sur les chatons mâles de chêne pédonculé (Rennes, Dinard), en particulier sur des arbres portant aussi, en même temps, de nombreuses galles de la forme agame *quadrilineatus*. Par contre, nous ne la trouvons jamais sur feuille. Ce fait et l'examen des résultats du tableau XXXVI montrent que l'agame ne pond en bourgeon végétatif que par contrainte, et quand aucun bourgeon florifère ne lui est accessible.

4° Reconsidération du problème du rôle de la forme agame.

Le problème n° 1, énoncé au début de ce sous-chapitre (p. 511), se repose alors dans des termes un peu différents : les agames de l'espèce *Andricus quadrilineatus* comprennent-ils deux catégories de femelles, l'une productrice de sexués (« X »), l'autre productrice directe d'agames identiques ? Ou, au contraire, les mêmes agames sont-elles aptes à engendrer à la fois des sexués et des agames ? Une série de 35 expériences du même type que les précédentes, mais avec des femelles agames utilisées individuellement sur des rameaux florifères (qui se prêtent mieux à la ponte), est entreprise. Onze d'entre elles donnent des résultats positifs (tabl. XXXVII) :

Ces résultats prouvent que les femelles agames *Andricus quadrilineatus* sont *aptes à produire des agames*, et, *en même temps, soit des mâles, soit des femelles fécondables*. Sur un même chaton, il est d'ailleurs fréquent de trouver côte à côte, et même coalescentes en une pseudo-chimère, des galles de la forme agame et de la forme sexuée « X ». La concomitance entre l'apparition des galles des deux formes explique sûrement, comme pour *Andricus albopunctatus*, le fait que ces deux formes n'aient pas été reliées jusqu'à présent. De plus, ici, il y a voisinage le plus étroit sur le même organe végétal.

Tableau XXXVII

Expérience n°	Résultats			
	Forme *quadrilineatus*	Forme « X »		
	Nombre de galles	Nombre de galles	Insectes	
			Nombre	Sexe
1	6	3	3	♀♀♀
2	40	6	6	♀♀♀
3	20	4	3	♀♀♀
4	18	1	1	♀
5	34	39	10	♂♂
6	14	6	5	♂♂
7	10	3	2	♂♂
8	10	3		
9	24	2	1	♂
10	1	12	9	♂
11	17	0		

N. B. — Des récoltes prématurées expliquent la différence parfois grande, entre le nombre des galles et celui des insectes réellement sortis.

5° Le rôle de la forme sexuée **Andricus kiefferi** (= « *X* »).

Les insectes adultes de la forme sexuée « X » s'accouplent. Les femelles piquent longuement les bourgeons des jeunes rameaux, qui sont à cette époque (en fin mai) d'ailleurs bien peu développés. Des œufs sont retrouvés par dissection de ces bourgeons.

Expériences concernant la descendance de la forme kiefferi (= « X »). — Des femelles sexuées sont déposées sur des rameaux qui restent ensuite isolés de l'extérieur durant un peu plus d'une année. La plupart des rameaux sont choisis sur des arbres caractérisés par l'abondance habituelle de leurs inflorescences mâles. Onze expériences mettant en jeu 103 femelles fécondées (ou ayant séjourné avec des mâles) sont entreprises. Sur les 9 qui sont menées à terme, 3 révèlent bien la formation de chatons mâles. Mais, en aucun cas, nous n'observons la formation de quelque galle que ce soit. Il peut s'agir là simplement d'échecs de nos expériences. Mais il peut s'agir aussi d'un *échec « constitutionnel »* de la forme sexuée devenue superflue.

D. — CONCLUSION

Les espèces *Andricus quadrilineatus* H. et *Andricus marginalis* S. forment en réalité *une unique espèce* qui mérite la première des deux appellations ci-dessus. Cette espèce, connue jusqu'ici uniquement sous sa forme agame, est capable d'engendrer une forme sexuée qui correspond à *Andricus kiefferi* Pigeot, 1900. *Mais l'alternance de cette géné-*

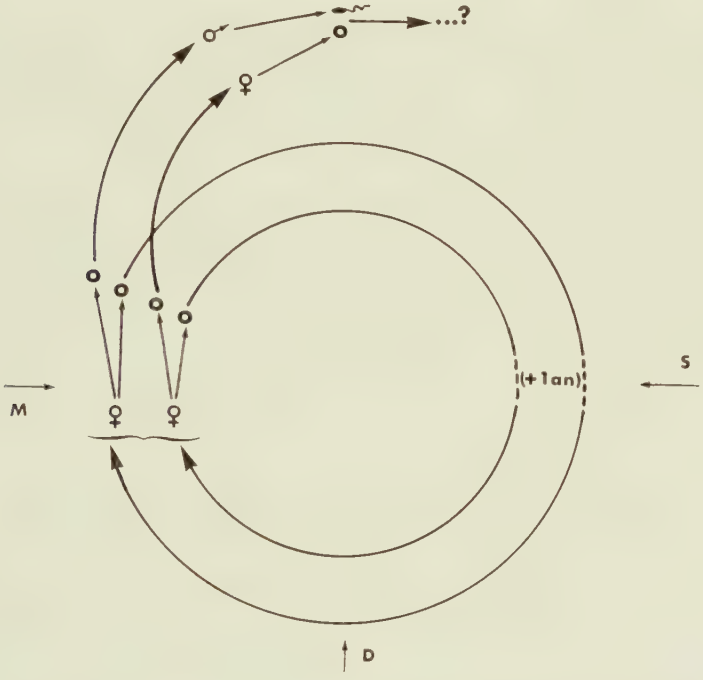


Fig. 19. — Représentation schématique du cycle de reproduction dans l'espèce *Andricus quadrilineatus* (même légende que p. 488).

ration sexuée n'est pas nécessaire pour la reproduction de l'espèce et nous ignorons si même elle a une utilité réelle (c'est-à-dire si le cycle hétérogonique est réalisable). Les femelles agames sont susceptibles de produire à la fois des sexués et des agames identiques à elles-mêmes. Cette possibilité est *unique* à ce jour dans la faune des Cynipides gallicoles (fig. 19).

III. — LE CAS DES ESPÈCES HÉTÉROÏQUES DU GENRE *ANDRICUS*

Existe-t-il, dans certaines espèces au moins, du genre *Andricus*, à côté de races hétérogoniques typiques, des races représentées uniquement par les formes agames se reproduisant directement par parthénogenèse constante ?

Les espèces de l'ancien genre *Cynips* L. sensu Mayr incluses actuellement dans le genre *Andricus* sont très nombreuses en Europe du Sud et du Sud-Est. Seules, *Andricus quercuscalicis* (Burgsdorf, 1783), *Andricus kollari* (Hartig, 1843), *Andricus lignicolus* (Hartig, 1840) et *Andricus corruptrix* (Schlechtendal, 1870) se trouvent en Europe occidentale et moyennement septentrionale sur les chênes sessile, pédonculé et pubescent. On a cru d'abord que ces espèces se reproduisaient exclusivement sous la forme agame. Mais Beijerinck (1897) découvrit que la forme sexuée d'*A. quercuscalicis* se formait dans une galle du chêne *cerris* et mit ainsi en évidence le premier cas d'hétérœcie. Kieffer (1901) fit alors remarquer que les aires de répartition géographiques du genre *Cynips* dans son ensemble, et du *Quercus cerris*, coïncidaient. Il en a déduit que l'hétérœcie découverte dans une espèce était probablement la règle du genre entier. Cette hypothèse se trouva effectivement renforcée alors, par la découverte par Beijerinck (1902) de la génération sexuée d'*Andricus kollari* sur chêne *cerris*. Par contre, Picard (1925, 1928), considérant qu'*A. quercuscalicis* et *A. kollari* se trouvent dans certaines régions où *Quercus cerris* n'est pas signalé, a émis l'idée suivante : ou ces Cynipides peuvent fonder leur génération sexuée sur un chêne autre que le chêne *cerris*, ou bien ils comprennent, à côté des races hétérogoniques (hétéroïques) typiques, des *races réduites à la forme agame*. Ces dernières races, se reproduisant par parthénogenèse indéfinie, sur les espèces de chênes, sessile, pédonculé et pubescent, propageraient les formes agames en dehors des points d'implantation du chêne *cerris*. Cette dernière supposition s'appuyait sur l'existence des autres espèces du genre *Andricus*, réputées susceptibles de se reproduire uniquement sous la forme agame. (Nous venons de montrer que ceci est partiellement réel pour l'espèce *A. quadrilineatus*.) Il en résulte que l'hypothèse des races agames d'*Andricus* jouit, du moins en France, d'une certaine faveur (Berland, 1951). Nous avons essayé de la vérifier dans le cas le plus souvent envisagé, celui d'*Andricus kollari*.

1° *Observation concernant les aptitudes de ponte* d'Andricus kollari.

Nous avons déjà mentionné (p. 492) que des femelles agames piquent volontiers des bourgeons végétatifs de *Quercus cerris*, ce qui correspond à la mise en route du développement hétéroïque, donc n'a aucun intérêt pour le problème qui nous occupe ici. Mais nous constatons, comme Marsden-Jones (1953), que des femelles agames peuvent piquer des bourgeons de *Quercus pedunculata*. Dans ce cas, nous retrouvons des œufs par dissection des bourgeons, ce qui prouve que la ponte est effective. Nous observons également que des *A. kollari* peuvent piquer des bourgeons de *Quercus pubescens* et de *Quercus ilex*. Dans l'ensemble, nous constatons qu'en cristallisoir, on voit des femelles se mettre à pondre, plus rapidement et en plus grand nombre sur *Quercus cerris*, puis dans l'ordre sur *Q. ilex*, *Q. pubescens* et *Q. pedunculata*.

La tendance à pondre dans des bourgeons de chêne pédonculé ou de chêne pubescent est-elle le fait d'une catégorie particulière d'*A. kollari*, ne pondant pas sur chêne *cerris* ? Il n'en est rien, car nous réussissons à faire pondre effectivement des femelles successivement sur chêne pubescent, puis sur chêne *cerris*. Nous ne décelons donc pas de femelles strictement adaptées à la ponte sur telle ou telle espèce de chêne autre que le chêne *cerris*.

2° *Expériences concernant la reproduction éventuelle* d'A. kollari *sur chênes autres que* Quercus cerris.

Sur des rameaux protégés de chêne pubescent ou pédonculé, nous déposons individuellement des femelles *A. kollari* agames à l'époque de leur sortie normale, en septembre. La réalité des piqûres de bourgeons est contrôlée, en particulier sur chêne pubescent. Mais *aucun développement de galle* de la forme *kollari* ni d'aucune autre forme n'est obtenu. Dix expériences sur *Quercus ilex*, dont deux avec des femelles agames ayant été vues effectivement en ponte sur bourgeon de cette espèce, sont entreprises. Aucun développement d'aucun type de galle n'est constaté par la suite. (D'ailleurs, nous n'avons jamais vu de galle d'*A. kollari* sur *Q. ilex*, contrairement à certaines citations de la littérature.) Il est vrai que c'est au début du printemps que les bourgeons du chêne pédonculé sont réceptifs aux œufs de la forme sexuée de l'espèce, et se prêtent à la cécidogenèse de la forme *kollari*. Or, les *expériences* susdites sont réalisées en septembre-octobre, époque de sortie de la plupart des agames. Aussi une expérience est réalisée avec une femelle *kollari* (qui aurait dû sortir, tardivement par rapport à la majorité, en juin ou juillet) dont la sortie est obtenue précocement

en avril, par maintien durant l'hiver à une température voisine de 18° C. Aucun développement de galle ne se produit.

Ces résultats uniformément négatifs sont à rapprocher de ceux que nous obtenons par la ponte sur le chêne *cerris*, et qui consistent dans la production de plusieurs centaines de galles de la forme sexuée *A. circulans*.

On pourra, certes, nous objecter que nos observations et expériences sont réalisées avec des insectes récoltés en dehors des régions dépourvues de chêne *cerris*, donc n'appartenant pas aux races agames supposées. Mais quelques remarques s'imposent à propos de la distribution de ce chêne.

3° *Remarques sur la répartition de* Quercus cerris *L.*

Le problème que nous examinons est né de la confrontation des stations de récolte des Cynipides et des régions où est signalé le chêne *cerris*. Or, les Flores, même les plus détaillées (Camus, Hegi), mentionnent habituellement les stations où une plante est spontanée, à la rigueur subspontanée. Elles ne tiennent pas compte des plantations. Le chêne *cerris* est, précisément, un arbre d'ornement, beaucoup plus répandu qu'on ne l'imagine, bien que très dispersé. De plus, introduit par culture, il tend à devenir subspontané en bien des points. La station de Notre-Dame-de-Guildo (Côtes-du-Nord), signalée par Corillon (1957), où se constituent des bois de *Quercus cerris*, en offre un bon exemple.

Pour l'espèce *Andricus quercuscalicis*, un inventaire systématique récemment effectué en Allemagne (Eberle, 1954) montre la coïncidence entre les stations de récolte des galles de ce Cynipide et les points d'implantation de *Quercus cerris*. Pourtant, la Flore de Hegi fait mention de l'absence totale de ce chêne en Allemagne.

Si l'on envisage certaines zones géographiques dans leur ensemble, on constate que ces espèces d'*Andricus* qui nous occupent ici suivent l'extension du *Quercus cerris*. En Angleterre, le chêne *cerris* a été introduit en 1735 et *A. kollari* signalé aux environs de 1830 (Marsden-Jones, 1953). En Hollande, *A. Lignicolus* et *A. corruptrix*, dont la biologie est semblable à celle d'*A. kollari*, ne sont connus que depuis quelques années, le chêne *cerris* étant planté depuis le siècle précédent.

Conclusion. — Dans l'espèce *Andricus kollari*, la femelle agame peut pondre dans des bourgeons de chênes autres que le chêne *cerris*. Mais elle le fait toujours moins volontiers et d'autant moins que le chêne est morphologiquement plus éloigné du chêne *cerris*. Ceci montre qu'il s'agit vraisemblablement d'un comportement aberrant. D'ailleurs, aucune galle (ni de forme agame, ni de forme sexuée) n'a été obtenue dans ces conditions.

L'espèce *Andricus kollari* se reproduit par hétérogonie (hétéroïque) en liaison avec le chêne *cerris*, espèce végétale plantée assez largement. Elle ne comprend *certainement pas* de race *purement agame* limitée aux espèces de chênes, sessile, pédonculé ou pubescent.

Cette conclusion est susceptible d'être étendue aux espèces biologiquement semblables. A notre avis, le problème des races agames des espèces hétéroïques du genre *Andricus* est un *faux problème*.

CONCLUSION

La parthénogenèse indéfinie chez les Cynipides du chêne est beaucoup moins répandue qu'on ne le croyait jusqu'alors. Si l'on réserve le cas d'*Andricus seminationis*, non étudié, ce mode de reproduction se réduit à l'espèce *Andricus quadrilineatus*. Encore, dans ce dernier cas, existe-t-il aussi une forme sexuée.

A nouveau, comme pour l'espèce *Andricus sieboldi* (chapitre II), nos résultats diffèrent considérablement de ceux qu'obtient Adler en Allemagne du Nord. Cette constatation nous amène à nous demander si ces résultats différents ne proviennent pas d'une diversité biologique réelle, à l'intérieur de certaines espèces. Cela nous conduit à envisager le problème de la « variation » chez les Cynipides gallicoles.

CHAPITRE V

LA VARIATION CHEZ LES CYNIPIDES GALLICOLES

INTRODUCTION

L'étude du groupe des Cynipides gallicoles révèle fréquemment, dans des domaines divers, des cas de variation dont voici quelques exemples :

En ce qui concerne la morphologie des insectes, la forme *Biorhiza pallida* offre le très bel exemple suivant. Les mâles y ont toujours des ailes normalement développées; il en est de même pour les femelles en Angleterre (Burkhill, 1940; Niblett, 1941), ainsi que dans l'Ouest de la France (Sellier et Barbotin, 1947, et nos propres observations). Par contre, en Allemagne, les femelles montrent des ailes normales, rudimentaires ou absentes, selon les contrées (Adler, 1881; Pfuetzenreiter et Weidner, 1958; Weidner, 1960). (Dans ce dernier cas, la femelle *pallida* se trouve bien proche de la forme alternante *aptera*.) Enfin, aux environs de Paris, tous les cas intermédiaires entre l'aptérisme et la possession d'ailes développées ont été trouvés par Picard (1931) qui a analysé le phénomène.

Sur le plan de la Biologie, nous trouvons des exemples plus nombreux. Ainsi, chez des *Diplolepis* (= *Rhodites*), le mâle est rarissime en Europe occidentale, mais aussi fréquent que la femelle en Asie (Kuznetzov-Ugamskij, 1928, *in* Vandel, 1931). D'autre part, nous avons personnellement montré le cas du bivoltinisme de certains *Aulacini* (chapitre premier). Pour les *Andricus* étudiés au chapitre précédent, les différences entre nos résultats et ceux d'Adler sont peut-être dues aussi à des variations géographiquement différenciées. Ainsi, la génération sexuée d'*Andricus albopunctatus* et la génération « superflue » d'*Andricus quadrilineatus*, que nous mettons en évidence, sont peut-être totalement disparues en Allemagne du Nord. De même, dans l'espèce *Andricus sieboldi*, les formes sexuées *testaceipes* (de l'Allemagne du Nord) et *poissoni* (de notre région) diffèrent en particulier par leurs galles. Celles-ci se montrent, pour la première forme, dans l'épaisseur d'un pétiole ou d'une nervure, et pour la deuxième dans un bourgeon. Ceci révèle des modes de ponte différents des agames respectifs, puisque les œufs doivent être insérés dans des organes bien distincts de la tige embryonnaire. Une diversité comparable existe vraisemblablement aussi pour *Andricus*

radicis. En effet, la galle de la forme sexuée est formée dans les nervures, pétioles et rameaux, par les insectes du Continent, mais jamais dans les rameaux en Angleterre (Niblett, 1948).

Ceci nous amène à envisager la variation, plus particulièrement sur le plan cécidologique. Et c'est dans ce domaine, où s'exprime si remarquablement la diversité d'un groupe d'Insectes, taxonomiquement si peu variés, que nous choisissons d'étudier en détail deux exemples de variation, pris, l'un dans les *Aulacini*, l'autre parmi les Cynipides du chêne.

I. — LES RACES CÉCIDOLOGIQUES DE *XESTOPHANES POTENTILLAE* (RETZIUS)

Nous avons signalé, au chapitre premier, que l'espèce *Xestophanes potentillae* fonde des galles de deux grands types, répartis géographiquement de façons différentes. A l'échelle de l'Europe, cette répartition ne peut qu'être entrevue en fonction des rapports très fragmentaires des divers auteurs. Dans les stations que les circonstances nous ont permis d'étudier, rappelons que cette répartition se présente ainsi :

Tableau XXXVIII

	Prague	Bretagne	La Rochelle
Galle type σ (sur stolon, pétiole) (fig. 5).	Population S_P.		Population S_L.
Galle type ♀ (sur racine, collet) (fig. 5).		Population R_B.	Population R_L.

Quelle est la cause de cette diversification cécidologique de l'espèce *Xestophanes potentillae* ?

Elle peut, à priori, se trouver liée au végétal, au climat ou à l'insecte.

A. — LES FACTEURS BOTANIQUES

Dans les diverses stations que nous étudions, la plante est bien toujours *Potentilla reptans* L. Mais, dans le cadre de cette espèce, n'y aurait-il pas des variétés physiologiques, non discernables morphologiquement, susceptibles de produire soit des galles de type σ, soit des galles de type ♀ ? Ce résultat pourrait être obtenu par les deux moyens

différents suivants : les variétés végétales ne seraient réceptives, respectivement, qu'aux pontes effectuées soit sur stolon et pétiole, soit au collet et en racine — ou bien les variétés végétales n'offriraient à l'insecte les stimuli déclencheurs de la ponte, que sur les uns ou les autres de ces organes.

Or, d'une part, à La Rochelle, dans les conditions naturelles, on peut trouver sur une même plante des galles des deux types (cas de la fig. 5). D'autre part, expérimentalement, des plantes de Bretagne (portant en cette région des galles ♀) sur lesquelles sont déposées des femelles de population S_L peuvent produire des galles de type ♂.

La plante ne recèle donc pas le facteur de diversification cécidologique.

B. — LE FACTEUR CLIMATIQUE

Le type ♂ se trouve au Nord en Angleterre, au Sud dans la région rochelaise, et d'une façon générale dans le reste de l'Europe, mais il manque en Bretagne. Cette absence est-elle due à des conditions climatiques locales ? Bien que cette éventualité paraisse peu probable, vu la répartition biogéographique ci-dessus, nous devons l'envisager.

Or, expérimentalement, nous réalisons en Bretagne, durant plusieurs années, l'élevage d'insectes des populations S_L et S_P, par la production de galles de type ♂.

Les conditions climatiques de la Bretagne ne s'opposent donc pas à la réalisation du type ♂.

C. — LES FACTEURS ZOOLOGIQUES

Nous envisagerons successivement les caractères cécidologiques, morphologiques, mixiologiques et éthologiques des différentes populations.

1° Aptitudes cécidogènes.

Nous avons certes défini les diverses populations précisément en fonction des types de galles dont elles sont issues. Mais nous croyons utile de vérifier les aptitudes de chacune des populations. En effet, la question peut se poser de savoir si un individu issu d'une galle d'un type ne peut donner une galle d'un autre type. Une telle possibilité peut se réaliser spontanément et passer inaperçue, au moins dans une région

(La Rochelle) où coexistent les deux types. De plus, certaines populations isolées (R_B par exemple) montrent quelques exceptions au type cécidologique qui les caractérise, qu'il est nécessaire d'analyser.

*a) **Population S_P.*** — Parmi 7 expériences de reproduction, entreprises avec 22 femelles, 4 ayant réussi nous donnent exclusivement des galles du type σ.

*b) **Population S_L.*** — Parmi 39 expériences entreprises avec 172 femelles, 23 nous montrent la formation de galles toujours du type σ. Nous envisageons également le cas des femelles issues de galles formées dans les bases de gaines de feuilles, c'est-à-dire dans une position où elles sont relativement peu distinctes des galles de collet vraies (type ♀). Quatre femelles de cette origine nous donnent des galles de pétiole et stolons (σ) typiques. Elles sont donc tout à fait équivalentes aux autres femelles de la même population.

*c) **Population R_B.*** — Parmi 56 expériences entreprises avec 70 femelles, 31 nous donnent des galles au collet ou sur racine, et deux d'entre elles, en plus, des galles sur un nœud de stolon. Nous n'obtenons jamais de galles de pétiole ou stolon de type σ. Des femelles issues de galles nettement de racines engendrent aussi bien des galles de collet que des galles de racines. Il n'y a pas de distinction à faire de ce point de vue.

Les femelles issues de galles de nœud de stolon montrent-elles une descendance conservant cette particularité ? Trois expériences entreprises avec 3 femelles de cette nature nous donnent au contraire des galles au collet ou sur racine, parfois très profondément dans le sol. Là non plus il n'y a pas de distinction à faire à l'intérieur de cette population.

*d) **Population R_L.*** — Sur les 46 expériences entreprises avec 140 femelles, 25 montrent bien la formation de galles de type ♀ (sur racine ou collet et, pour une expérience, en plus sur nœuds de stolon). Mais de plus, dans 3 expériences sont produites des galles (très peu abondantes d'ailleurs) de gaine de pétiole ou de stolon.

Nous constatons donc la possibilité, peu fréquente mais certaine, pour des femelles issues de galles de type ♀, de fonder des galles de type σ. Par contre, toute galle de nœud de stolon, dans la région rochelaise, n'est certainement pas obligatoirement déterminée par une femelle issue de galle ♀, comme c'est le cas en Bretagne. En effet, les femelles issues de galles σ, qui piquent des stolons, peuvent déterminer une galle au voisinage d'un nœud et créer ainsi une confusion. Il s'ensuit que d'une telle galle, des sorties d'insectes bivoltins pourront être constatées. Un fait de ce genre, signalé en tant qu'exception, au chapitre premier p. 434, mérite probablement cette explication.

2° *Caractères morphologiques.*

Du point de vue de la morphologie externe, les représentants de toutes les populations montrent les critères spécifiques de l'espèce *Xestophanes potentillae* Retzius. Aucune population ne montre de caractères la rapprochant de l'espèce *X. foveicollis* (Thomson), qui a la même plante pour hôte (en Suède). Cependant, une différence est remarquable en ce qui concerne la taille. Les individus des populations R_B et R_L sont d'une taille assez uniforme. Ceux des populations S_P et S_L sont de tailles très variables : beaucoup d'individus sont très petits.

3° *Interfécondabilité des diverses populations.*

Dans le but d'apprécier la nature des rapports physiologiques entre les différentes populations, des rapprochements entre individus des deux sexes sont effectués. Les accouplements ne sont pas toujours faciles à obtenir, en raison de l'appétence sexuelle très irrégulière des individus de cette espèce et de l'abondance également irrégulière de certaines populations. La difficulté s'accroît du fait des différences de taille signalées ci-dessus. Nous effectuons surtout le rapprochement de mâles des galles du type σ et de femelles des galles de type ♀. Le rapprochement inverse, mâle (♀) de grande taille et femelle (σ) de petite taille, est en effet encore plus incertain. De plus, les époques de sorties des insectes de certaines populations sont décalées. La période de juin-juillet est commune aux populations S_P, R_B et R_I. Mais la population bivoltine S_L effectue sa sortie en mai début juin d'une part, août-septembre d'autre part (voir chapitre premier, III, *A*). Plusieurs rapprochements ne sont réalisés qu'avec des insectes dont la sortie est différée après le séjour des galles en chambre froide, afin d'obtenir la concomitance nécessaire.

Nous réussissons les accouplements suivants et essayons, dans la mesure du possible, d'obtenir la descendance (tabl. XXXIX).

Toutes les possibilités d'accouplement essayées sont au moins une fois réussies. Dans tous les cas où nous pouvons observer le rapport des sexes de la descendance, celle-ci montre la présence de femelles dans une proportion non significativement anormale. Cela montre que dans ces cas, les accouplements sont effectivement féconds. (Dans un certain nombre d'autres cas, nous n'obtenons pas de production de galles, mais la fréquence de ces échecs n'excède pas celle que l'on constate régulièrement dans l'expérimentation avec cette espèce. De plus, un échec de ponte n'est ici pas en rapport avec l'imprégnation vraie ou non d'une femelle, puisque nous avons montré précédemment qu'une femelle vierge produit aussi facilement des galles qu'une femelle fécondée.) Nous pensons donc que tous les accouplements réalisables

Tableau XXXIX

N°	♀	♂	Nombre d'accouplements effectifs	Nombre d'expériences de ponte effectuées	Nombre d'expériences montrant la formation de galles	Descendance ♂	Descendance ♀
1.	RB.	SL.	7	3	0	—	—
2.	RB.	SP.	1	1	0	—	—
3.	RB.	RL.	1	1	1	13	9
4.	RL.	RB.	4	4	3	21	31
5.	SP.	RB.	1	1	0	—	—
6.	RL.	SL.	4	1	1	12	8
7.	SP.	RL.	2	1	0	—	—
8.	RL.	SP.	2	1	1	Non obtenue.	

avec les diverses populations de *Xestophanes potentillae* sont féconds, et que de ce point de vue, il y a bien unité spécifique.

Dans la série des expériences ci-dessus, seule l'expérience n° 6 copie un rapprochement sexuel susceptible de se réaliser naturellement (dans la région rochelaise), malgré un certain décalage entre les époques de sortie respectives. Nous essayons donc d'en connaître les résultats à la deuxième génération fille, en obtenant la ponte d'une partie des femelles de la première génération fille.

Tableau XL

Parents ♂	Parents ♀	Première génération fille — Type des galles produites	Première génération fille — Insectes ♂	Première génération fille — Insectes ♀	Deuxième génération fille — Type des galles produites	Deuxième génération fille — Insectes
SL	RL	ρ	8	12	σ	Non obtenus.

Les galles obtenues, à la deuxième génération fille, dépérissent et nous ne connaissons pas leur contenu, ni ne pouvons poursuivre l'expérience. Mais le résultat essentiel est que nous obtenons des galles de type σ, par la ponte de femelles issues de galle de type ρ, mais d'ascendance « hybride ». Il n'est pas étonnant que le caractère « galle σ » issu du mâle parental se retrouve dans les femelles de la génération « hybride » (F_1), puisque celles-ci proviennent d'œufs fécondés.

A ce point de notre étude de ce sujet, nous pensons que les insectes responsables des deux types de galles, étant morphologiquement semblables et interféconds, appartiennent bien à une même espèce. Il nous reste à préciser la nature du caractère qui les sépare.

4° Le comportement de ponte.

L'observation de femelles déposées en cristallisoir, sur des Potentilles, révèle les faits suivants :

a) ***Population*** S_L. — Les femelles de ce type pondent le plus volontiers dans les pétioles des feuilles très jeunes en voie de croissance, et les gaines de ces pétioles (sur la face externe, convexe), mais aussi dans des pétioles ou stolons âgés. Les œufs peuvent être retrouvés par dissection, dans le parenchyme central, à côté ou à l'extérieur des faisceaux vasculaires. Si l'on contraint ces femelles à rester sur des racines, elles ne manifestent aucune attirance pour celles-ci, ou parfois les piquent, très fugacement, sans pondre. Les femelles issues de galles de gaines de feuilles ont le même comportement.

b) ***Population*** S_P. — Les femelles piquent surtout les stolons dans leur région terminale en croissance, mais aussi dans les régions plus âgées. De jeunes feuilles sont parfois piquées (pl. II, *A*). Des œufs sont retrouvés par dissection des stolons : ils sont situés au cœur du cylindre central, à l'intérieur de l'anneau des faisceaux vasculaires.

c) ***Population*** R_B. — Les femelles pondent dans les racines ou au collet (pl. II, *D*). Dans le premier cas, les œufs sont plusieurs fois retrouvés par dissection à la limite du cylindre central et de l'écorce. Dans le deuxième cas, il en est de même, cependant le pédoncule de l'œuf paraît le plus souvent fixé dans le cylindre central lui-même. La durée d'une ponte s'étend d'une à plusieurs dizaines de minutes. Des piqûres fugitives de pétiole sont observables, mais les femelles ne sont pas retenues par ces organes.

d) ***Population*** R_L. — Cette population a attiré plus spécialement notre attention, en raison de ses aptitudes cécidogènes plus variées que celles des autres populations. Nous constatons que les femelles pondent le plus volontiers au collet des plantes, et dans ce cas les œufs sont retrouvés aussi à la limite du cylindre central et de l'écorce. Les racines proprement dites sont aussi assez souvent piquées (pl. II, *B*). Les stolons et particulièrement les bourrelets bordant les racines embryonnaires qui naissent aux nœuds sont piqués, mais très fugacement. Nous observons cependant une ponte réelle dans une gaine de feuille, ce qui corrobore les résultats expérimentaux mentionnés auparavant (1°r, d, production rare de galle ♂ par femelle de population R_L).

CONCLUSION

Comme nous l'avons déjà brièvement signalé (Folliot, 1959 *b*) sur de mêmes plantes, les insectes des deux grands types de populations de l'espèce *Xestophanes potentillae*, identiques morphologiquement (à la taille près éventuellement), se distinguent de façon nette par leurs comportements de ponte différents. Nous pensons que la variation cécidologique, caractérisée d'abord par la différence des points d'implantation de la galle, est le résultat d'une *mutation éthologique*.

Les quatre populations, que nous avons distinguées pour des motifs essentiellement géographiques, se répartissent en réalité en deux races éthologiques. Les populations S_P et S_L font partie d'une race caractérisée par la détermination de galles sur les pétioles ou stolons de la plante-hôte. Cette race, de loin la plus largement distribuée, et la plus souvent signalée, mérite d'être considérée comme la forme typique de l'espèce (du point de vue de la taxonomie). Les populations R_B et R_L appartiennent à une race caractérisée par la fondation de galles au collet ou sur les racines de la plante-hôte (exceptionnellement aux nœuds de stolons). Nous proposons de donner à cette race l'appellation subspécifique suivante : *Xestophanes potentillae armoricanus* s. s. n.

Ces races sont partiellement isolées géographiquement. Un isolement certain est celui de *X. potentillae armoricanus* en Bretagne. En Europe centrale, *X. potentillae* (typique) est peut-être aussi isolée (mais, là, nos investigations personnelles sont insuffisantes). Par contre, dans la région de La Rochelle, les deux races se superposent. Il en résulte une possibilité d'hybridation. Ce phénomène est probablement responsable des exceptions cécidologiques constatées dans la population R_L. Mais nous devons remarquer que, dans les expériences de reproduction, nous ne constatons (et ne reproduisons par l'hybridation) ces exceptions que dans un seul sens : la détermination de galles ♂ par des femelles issues de galles ♀. Nous ne constatons jamais de telles exceptions dans le sens réciproque. Nous ignorons la cause de cette non-réciprocité du phénomène. L'hypothèse de l'hybridation est corroborée, toutefois, par les faits suivants : le croisement des races met en jeu, non seulement le caractère de la galle (♂ ou ♀), mais aussi, dans la région rochelaise, le caractère du rythme biologique (la race typique de *X. potentillae* étant, là, bivoltine). Or, dans le cas de galles ♂, produites par des femelles issues de galles ♀, nous constatons bien deux exemples de développement estival accéléré (de juin à octobre).

L'étude de l'espèce *Xestophanes potentillae* nous permet de mettre en cause une mutation éthologique comme responsable d'une variation importante. Nous ne savons pas avec certitude quelles sont la forme mutante et la forme non mutée dans cette espèce. Mais si cette forme

mutante est la race à galles σ (qualifiée « typique » pour des motifs purement taxonomiques), elle a permis que se réalise le dédoublement du cycle annuel dans une certaine aire géographique (fig. 20). Nous nous proposons de montrer l'intérêt phylogénétique de ce phénomène dans notre conclusion générale.

Fig. 20. — Représentation schématique des variations biologiques de *Xestophanes potentillae*.

A : populations R_B ou R_L; *B* : population S_P; *C* : population S_L (bivoltine). σ : galle sur stolon ou pétiole; ρ : galle sur racine ou collet.

II. — LA VARIATION MORPHOLOGIQUE CHEZ *ANDRICUS KOLLARI* : L'HYBRIDATION

Les auteurs qui ont décrit la galle d'*Andricus kollari* ont presque toujours noté que celle-ci avait une taille et un aspect variables. Ainsi, Kieffer (1897-1901) a écrit de cette galle qu'elle était « d'un diamètre de 12 à 23 mm, à surface glabre, lisse ou plus rarement parsemée de petites nodosités comme chez celle de *Cynips tinctoria* ». Beijerinck (1883) avait déjà noté sur certaines galles (rares) la présence de 7 mamelons régulièrement disposés en couronne latitudinale dans l'hémisphère supérieur.

Nous remarquons personnellement sur certaines galles, poussées naturellement, une couronne équatoriale ou latitudinale de protubérances d'importance très variable. Ce fait se voit d'une façon privilégiée sur les galles en cours de développement (mais aussi sur des galles

mûres). (La figure 21 *C, D* représente de tels exemples naturels.) Par contre, la plupart des galles sont parfaitement lisses ou montrent des nodosités dispersées en désordre (fig. 21 *A*). La présence d'une couronne de nodosités très régulièrement disposées apparaît alors comme une variation bien particulière dont nous devons chercher l'origine.

L'observation d'une pseudo-chimère de galles d'*Andricus kollari* et *Andricus lignicolus* nous fournit un point de départ (fig. 22 *A*). Sur cette formation plutôt « *kollari* » d'un côté, plutôt « *lignicolus* » de l'autre, se montre un cercle de protubérances basses dans la région mitoyenne. Nous supposons alors que les galles « couronnées » d'*A. kollari* peuvent résulter aussi d'un rapprochement interspécifique, mais d'une autre nature, par exemple d'une hybridation lors de la phase sexuée.

A. — BIOLOGIE DES ESPÈCES

Nous examinerons préalablement la biologie de ces deux espèces, afin d'en dégager les grandes lignes, de préciser quelques aspects méconnus, et de confronter avec ces réalités l'hypothèse d'une hybridation.

1° Les formes agames.

a) La galle de la forme **kollari.** — Nous avons déjà rappelé (chapitre III, *D*) la situation de cette galle. A son apparition, elle est munie d'un épiderme pourpre. Cet épiderme ne tarde pas à se fragmenter en écailles, du fait de la croissance de la galle. Autour des écailles rouges, des résidus fibreux blanchâtres sont plus ou moins visibles. Ces écailles peuvent être retrouvées surtout vers le sommet sur la surface de presque toute galle, même après la maturité. Leur taille est un peu supérieure à un dixième de millimètre. Leur présence est ordinairement méconnue, du fait qu'elle n'empêche pas la surface de la galle de paraître « lisse » (fig. 21, *A*). Beijerinck (1883) a montré que la régularité de surface de la galle était due à l'activité, longtemps maintenue, d'un méristème cortical. Mais nous constatons cependant que les galles *kollari* montrent presque toujours quelques minimes crevasses, irrégulièrement disposées. Il s'agit de déchirures du tissu cortical. La mise en relief de ces accidents, produits des nodosités.

Les cas particuliers dont nous cherchons à analyser l'origine sont caractérisés par la disposition de ces nodosités en une *couronne régulière équatoriale* ou *latitudinale*.

b) La galle de la forme **lignicolus.** — Elle se trouve sur les mêmes espèces que la précédente : Chênes, pédonculé, sessile et pubescent, et se présente dans la même situation (Docters Van Leeuwen, 1956). Les

débuts de son développement sont aussi semblables, aboutissant à la fragmentation de l'épiderme en mêmes écailles brunâtres dispersées. Mais par la suite, la couche corticale montre des déchirures de grande taille, beaucoup plus importantes que les petits crevassements de la galle *kollari*, et toujours présentes (fig. 21, *B*). Le recroquevillement des lambeaux de la couche corticale s'accompagne de l'abandon de

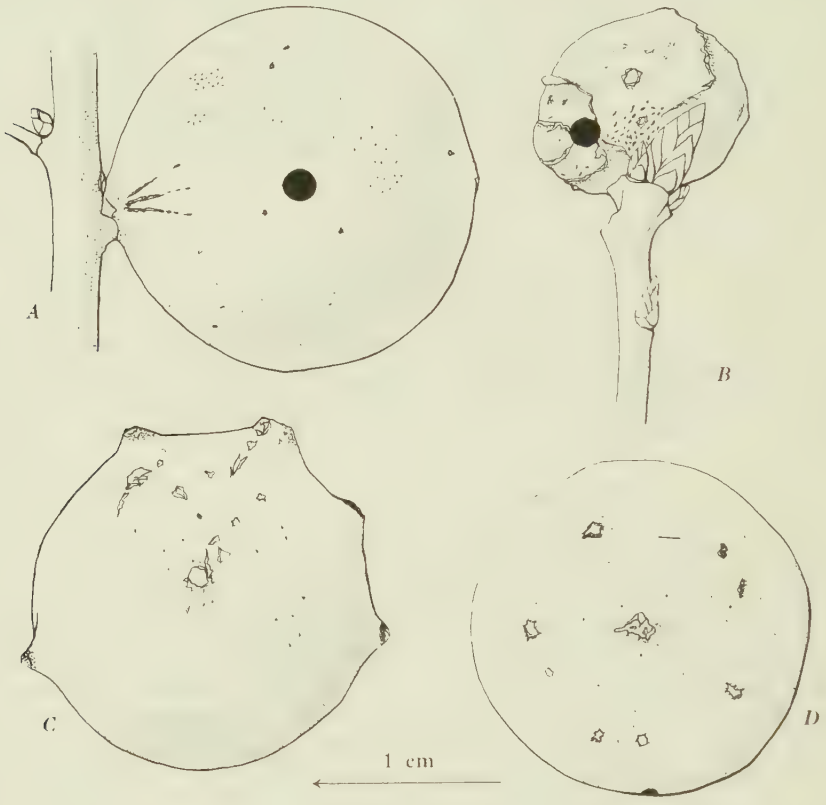


Fig. 21. — Galles naturelles de formes agames des espèces hétéroïques du genre *Andricus*.

A : *A. kollari*, typique; *B* : *A. lignicolus*, typique; *C* : *A. kollari*, à couronne équatoriale (vue polaire); *D* : *A. kollari*, à couronne latitudinale (vue polaire).

fragments de tissu. Ces fragments simulent les squames de l'épiderme. L'aspect « crevassé » de la galle *lignicolus* n'est pas dû à la fragmentation épidermique, contrairement à l'opinion de Docters Van Leeuwen et Dekhuijzen-Maasland (1958).

c) Les insectes agames. — Ils étaient jusqu'ici réputés identiques pour les deux espèces. En réalité, les différences suivantes peuvent être constatées (voir aussi tableau XLIII). Les individus *kollari* sont plus grands que les individus *lignicolus*. Les individus *lignicolus* sont plutôt rouges, alors que la forme *kollari* est jaune et beige, plus ou

moins brunâtre ou rougeâtre (particulièrement, mesoscutum, mesopleures, tête).

Le mesoscutum de la forme *kollari* porte, par rapport à la forme *lignicolus*, une pubescence plus dense, plus longue, de nombreux poils à l'arrière se projetant au-dessus des fossettes scutellaires. Les zones latérales glabres y sont plus étroites. Le deuxième tergite abdominal porte aussi une pubescence plus abondante.

Les fossettes scutellaires sont toujours noires dans la forme *kollari*. Elles sont rouges pour les trois quarts des individus *lignicolus*, plus ou moins noircies chez les autres, mais une seule fois entièrement noires (sur 60 exemplaires).

Le segment médiaire montre latéralement une région jaune ou orangée, dans tous les échantillons de la forme *lignicolus*. Dans la forme *kollari*, 5 spécimens (sur 33) ne montrent pas ce caractère au contraire des autres.

Les carènes du segment médiaire sont presque droites dans la forme *lignicolus*. Elles sont courbes ordinairement dans la forme *kollari*, l'espace qui les sépare étant latéralement pubescent; mais certains individus ont des carènes presque droites. Si les espèces sont bien différentes, l'examen de leurs caractères sur un grand nombre de spécimens laisse une impression d'hétérogénéité, et l'on conçoit que certains individus soient difficilement distincts.

La sortie des insectes a lieu à des époques très distinctes. Là, réside la plus grande différence biologique entre les deux espèces. Les agames *kollari* sortent en grande majorité en IX_1 ou X_1, et pour un petit nombre, variable selon les années, durant l'été de l'année suivante. Les agames *lignicolus* ne sortent jamais la première année, mais en VI_2 ou VII_2 et, exceptionnellement, en VI_3 ou VII_3. Les femelles des deux espèces pondent de façon identique dans les bourgeons végétatifs de *Quercus cerris*.

2° *Les formes sexuées.*

a) La galle de la forme **circulans** *(= A. kollari f. s.).* — Nous avons déjà noté (chapitre III) ses caractères.

b) La galle de la forme **vanheurni** *(= A. lignicolus f. s.).* — Cette galle, récemment mise en évidence (Docters Van Leeuwen, 1956), est identique, dans sa situation et son aspect, à la précédente (pl. V, *C*, 3).

c) Les insectes sexués. — Les sexués des deux espèces ont été considérés comme indistincts par Docters Van Leewen et Dekhulijzen-Maasland (1958), qui jugèrent même superflu d'établir une description de la forme nouvelle *vanheurni*.

En réalité, les deux formes peuvent être distinguées par les caractères du tégument de la moitié postérieure du mesoscutum comprise entre les deux sillons parapsidaux.

Dans la forme *circulans* chez le mâle, le mesoscutum est réticulé

(fig. 23 *A*) (Eady et Quinlan, 1963). (Il peut montrer parfois aussi quelques rides très courtes, tout à fait postérieures.) Chez la femelle, le mesoscutum est aussi réticulé (mais les mailles du réseau sont grossièrement orientées longitudinalement et prennent même parfois, près des sillons parapsidaux, l'aspect de sillons longitudinaux courts).

Dans la forme *vanheurni*, le réseau d'ornementation du mesoscutum est fondamentalement orienté longitudinalement. Les arêtes longitudinales des mailles du réseau sont nettement plus en relief que les arêtes transversales. Il en résulte un aspect strié. Ce caractère est nettement plus accusé chez la femelle (fig. 23 *B*) que chez le mâle.

La sortie des sexués s'effectue de fin mars à début mai, un peu plus précocement pour la forme *vanheurni*. Nous avons déjà signalé (chapitre III, 1, *D*) que les pontes de chaque agame sont, pour *A. lignicolus*, strictement unisexuées, plus parfaitement que pour *A. kollari*. Cette condition facilite l'obtention de femelles vierges. Les femelles *vanheurni* pondent dans les bourgeons végétatifs d'une façon identique à celle des femelles *circulans*. Leurs œufs sont en effet insérés dans un pétiole embryonnaire à l'aisselle d'un bourgeon embryonnaire.

En résumé, malgré les différences que nous soulignons, les conditions chronologiques du développement et les caractères morphologiques des deux espèces *A. kollari* et *A. lignicolus* semblent, à priori, offrir un cadre favorable à l'hybridation interspécifique.

B. — LES ÉTAPES BIOLOGIQUES DE L'HYBRIDATION EXPÉRIMENTALE

1° L'accouplement interspécifique.

Du fait de l'identité des galles et de la grande ressemblance des insectes des formes sexuées, on ne peut prétendre valablement faire un croisement, en utilisant des individus sortis de galles produites spontanément. Des individus obtenus sous contrôle sont indispensables. (Cette précaution nécessaire ne nous permet d'ailleurs pas de prétendre avoir ainsi des lignées pures, au sens génétique de l'expression.)

La forme *vanheurni* étant un peu plus précoce, et une légère protandrie étant la règle dans les deux espèces, nous effectuons surtout des rapprochements entre femelles *vanheurni* et mâles *circulans*. De nombreuses tentatives se soldent par un échec, mais presque toujours dans ces cas, les mâles se montrent tout aussi inactifs vis-à-vis de femelles de leur espèce. Par contre, nous réussissons à constater 4 accouplements effectifs entre 4 femelles *vanheurni* et des mâles *circulans* (de lignées différentes). Un de ces mâles est d'ailleurs accouplé successivement avec une femelle *vanheurni* et 4 femelles *circulans*, ce qui vérifie tout à fait l'aptitude, pour un même individu d'une espèce, à s'accoupler avec des sexués des deux autres.

L'accouplement interspécifique est donc réalisable.

2° *Etude de la descendance des femelles « interfécondées », à la première génération fille.*

Cette génération est obtenue par la ponte des femelles sur chêne pédonculé. L'ensemble des 4 femelles *vanheurni* fécondées par des mâles *circulans* produit 27 galles (fig. 22 *B*). Ceci suffit déjà à prouver que les accouplements interspécifiques sont effectivement féconds. Nous avons en effet montré (chapitre III, III) que les œufs non fécondés des femelles sexuées de ces espèces ne se développaient pas parthénogénétiquement. L'hybridation est donc réalisable, comme nous l'avons récemment signalé (Folliot et Maillet, 1963).

a) Le développement de la forme hybride. — Nous apprécions les étapes de ce développement, en les comparant à celles de la galle d'*A. kollari*, prise comme référence. Pour effectuer cette comparaison en toute clarté, nous faisons débuter le même jour, sur un même arbuste, une expérience de ponte avec une femelle *A. vanheurni* fécondée par un mâle *circulans*, et deux expériences de ponte avec deux femelles *circulans* fécondées par le même mâle *circulans* susdit. Nous éliminons ainsi tout autre facteur que celui de l'accouplement.

D'abord plus proches de la forme *lignicolus*, par l'aspect extérieur et la lenteur du développement, les galles hybrides ressemblent

Tableau XLI

		Forme *Kollari*	Forme hybride
Début des expériences		15 V	15 V
Pour la première galle	Apparition	9 VI	12 VI
	ø le 9 VII	20 mm	4 mm
	ø le 25 VII	20,5 mm	12,3 mm
	ø maximal final.	*Id.*	15
Nombre total de galles obtenu		6	5
ø des galles mûres		13-14,5-16-17-17,5-20,5	10-14-14,5-15-15
Moyenne		16,4	13,5
Sortie des insectes		5 du 30 $VIII_1$ au 23 IX_1 1 le 5 $VIII_2$	4 le 1 X_1 1 le 10 VII_2

ensuite progressivement de plus en plus à la forme *kollari*. Elles libèrent des adultes (comme cette dernière) dès l'automne de la première année.

b) ***Les caractères morphologiques*** de la galle et de l'agame hybrides sont récapitulés plus loin, parallèlement à ceux des formes parentes et des autres types d'origine hybride (tableau XLII et XLIII).

3° Etude de la descendance à la deuxième génération fille.

Parmi les femelles agames « hybrides » obtenues en première génération, 15 sont utilisées isolément en expériences de ponte. Ces femelles pondent dans les bourgeons de *Quercus cerris*, exactement comme les agames *A. lignicolus* ou *A. kollari*. Elles donnent naissance à une génération sexuée. Sur les 15 agames, 8 donnent des galles et des sexués respectivement : 1 ♂, 2 ♂, 12 ♂, 42 ♂ et 1 ♀, 1 ♀, 3 ♀, 24 ♀, 60 ♀.

a) ***Les galles.*** — Elles sont situées au cœur des bourgeons de chêne *cerris*, solitaires ou en groupes parfois nombreux. Dans la forme et la couleur, elles ne se distinguent pas des galles des formes sexuées *circulans* et *vanheurni* (pl. V, 2).

b) ***Les insectes sexués.*** — Les caractères morphologiques de cette génération sont étudiés plus loin, comparativement à ceux des formes parentes.

Sortie : elle a lieu en avril et début mai.

Accouplement : les accouplements suivants sont réussis : 10 femelles « hybrides » sont accouplées avec des mâles « hybrides », 2 femelles hybrides sont accouplées avec des mâles *circulans*, 1 femelle hybride est accouplée avec un mâle *vanheurni*.

Ponte : les femelles, fécondées ou non, piquent assez volontiers les bourgeons de chêne pédonculé en débourrement (pl. V, *B*). Les œufs sont pondus exactement comme par les femelles sexuées des espèces parentes, c'est-à-dire dans les pétioles embryonnaires, à l'aisselle des bourgeons.

4° Etude de la troisième génération fille.

Pour obtenir cette troisième génération (c'est-à-dire la deuxième génération agame fille), nous effectuons quatre expériences. Les trois premières utilisent les trois lots de femelles hybrides fécondées mentionnées ci-dessus. La quatrième utilise un lot de 11 femelles hybrides

vierges. Cette dernière échoue complètement. Ceci montre que la femelle hybride n'a pas plus d'aptitude à la parthénogenèse que les femelles sexuées des espèces parentes. Des trois autres expériences, seule la dernière échoue également (par manque de participants vraisemblablement).

a) ***Résultats de l'expérience de ponte de femelles hybrides fécondées par des mâles d'origine hybride.*** — Au total, 61 galles de forme agame

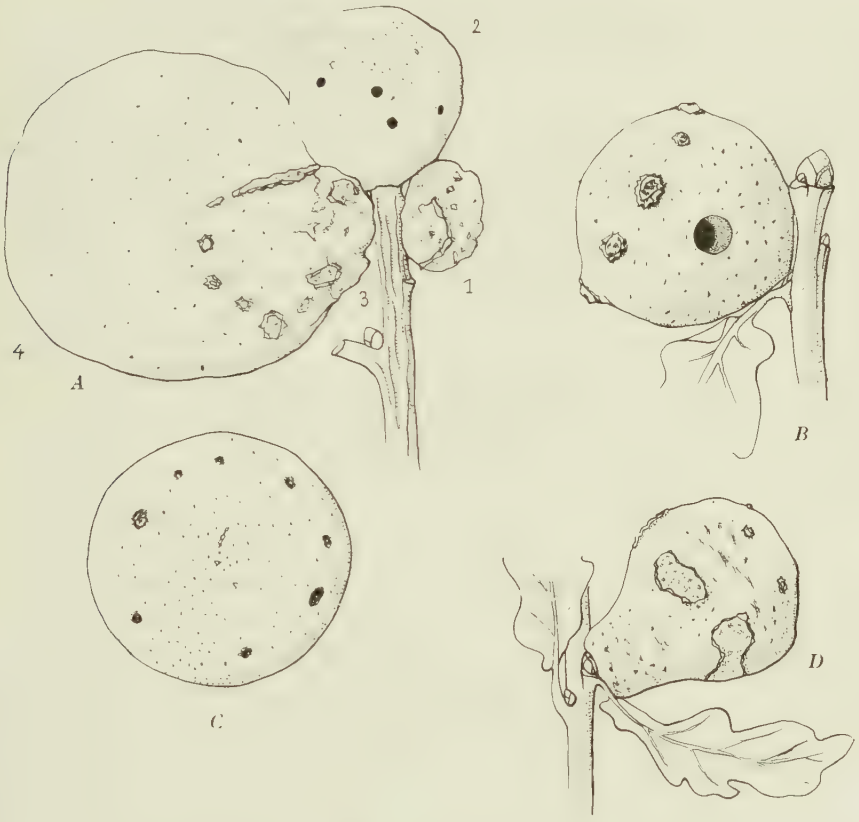


Fig. 22. — *A :* pseudo-chimère (spontanée) des galles d'*A. kollari* et *A. lignicolus*.

1, galle isolée d'*A. lignicolus*; *2*, galle isolée d'*A. kollari* (parasitée); *3*, partie *lignicolus*, et *4*, partie *kollari* de la pseudo-chimère.

Types expérimentaux : *B :* type « H »; *C :* type « H × K »; *D :* type « H × H ».

sont produites (fig. 22 *D*). Elles prennent rapidement un aspect proche de celui des galles *lignicolus*, en particulier par leur couleur grisâtre. Cette couleur est due à l'abondance des résidus fibreux blanchâtres ou grisâtres, entre les fragments de l'épiderme rouge distendu. Les caractères morphologiques de ces galles sont précisés dans l'étude comparative d'ensemble (tableau XLII).

b) ***Résultats de l'expérience de ponte de femelles hybrides fécondées par des mâles circulans.*** — Dans cette expérience, 9 galles sont produites. Elles se développent de façon très voisine de celle des galles *kollari* (fig. 22 *C*).

C. — ÉTUDE COMPARATIVE DES GALLES DES FORMES AGAMES PARENTES ET DES DIVERS TYPES EXPÉRIMENTAUX

Dans le but d'éliminer au maximum l'action des facteurs autres que génétiques, la comparaison suivante est effectuée sur des échantillons obtenus sur le même arbre (mais pas la même année évidemment), sauf pour ceux de la forme *lignicolus* (pour de simples raisons pratiques). La comparaison avec cette dernière forme, en ce qui concerne la vitesse du développement, est d'ailleurs moins intéressante.

1° Récapitulation synoptique des caractères des différentes galles.

(Tableau XLII.)

2° Remarques sur les différents types expérimentaux.

a) ***L'hybride de première génération : H.*** — Pour les galles de ce type, certains caractères sont intermédiaires à ceux des formes parentes : la taille, l'emplacement de la cavité larvaire. Par contre, la forme générale, le moment de la maturité (et de la sortie des adultes) sont des caractères nettement du type *kollari*. Au contraire, l'abondance des crevasses de l'écorce est un caractère qui se rapproche plutôt du type *lignicolus*. Enfin, la répartition de la plupart de ces crevasses sur des *protubérances* basses, en situation équatoriale, est un caractère assez particulier, qui reproduit justement un des aspects (fig. 21 *C*) de la variation de la galle *kollari* que nous étudions.

b) ***Le type de troisième génération : H × K.*** - Dans ce cas, les galles sont très nettement proches de celles de la forme *kollari* : elles se caractérisent par la présence de la *couronne de protubérances* très basses, peu ou pas déchirées en situation latitudinale sus-équatoriale. Ce type reproduit un autre aspect (fig. 21 *D*) de la variation de la galle *kollari*.

c) Le type de troisième génération : H × H. — Les galles sont d'un type tout à fait original, bien que plus proches de la forme *lignicolus*. Comme dans cette forme, une fraction importante des insectes n'achève son développement que l'année suivante.

3° Cécidogenèse et hybridation.

Le fait que les galles obtenues, à la suite de l'hybridation de deux espèces gallicoles, soient de types nouveaux et en partie au moins intermédiaires entre les types parentaux, soulève des problèmes en ce qui concerne la cécidogenèse.

Ce dernier phénomène, étudié depuis bien longtemps, a été l'objet de nombreuses théories mettant en cause divers facteurs. Nous retiendrons, parmi ces derniers, ceux qui sont encore actuellement pris en considération.

On admet que les agents cécidogènes sont des substances chimiques, soit injectées avec l'œuf du parasite, soit beaucoup plus probablement sécrétées par la larve en développement (Sinnott, 1960).

Dans nos propres expériences, une femelle interfécondée introduit dans la plante, avec un œuf fécondé par du sperme d'une autre espèce, des sécrétions (de la glande à venin ou des glandes annexes de l'appareil génital) totalement identiques à celles qu'elle injecte en pondant un œuf fécondé par un spermatozoïde de sa propre espèce. Pourtant, des galles différentes se forment, avec un rythme également différent. Ceci élimine définitivement le rôle des sécrétions glandulaires de la femelle quant à l'organogenèse spécifique de la galle.

En ce qui concerne les substances sécrétées par la larve, de nombreuses recherches ont été réalisées. La présence d'acide indol-β-acétique a été mise en évidence dans le phylloxéra et divers insectes cécidogènes par divers auteurs, dont Nysterakis (1946, 1947, 1948). Le rôle de cette phytohormone dans le processus cécidogène a été examiné également par Nysterakis, et récemment par Schnetzler, Meyer et Maresquelle (1962). D'autre part, les auteurs envisagent ordinairement, pour expliquer la spécificité des organogenèses gallaires, la sécrétion, vraisemblablement salivaire, d'enzymes par les larves gallicoles (Sinnott, 1960; Kofler, 1963). Quelles sont les implications de l'hybridation à ce point de vue ? Nous n'avons pas entrepris personnellement l'étude de cette question. Mais l'état des connaissances acquises dans l'étude biochimique de divers hybrides peut nous fournir des éléments d'appréciation du problème. D'après une revue des recherches effectuées dans ce domaine (*in* Alston et Turner, 1963), il résulte que les protéines des hybrides interspécifiques correspondent souvent à une combinaison de tout ou partie des protéines des parents. Cependant, Schwartz (1960) a mis en évidence la production, par un maïs hybride, d'une estérase « hybride » en plus des estérases de types parentaux. Ainsi, de toute manière, si un processus enzymatique est réellement en

TABLEAU XI

	FORME *Kollari* (= K) (fig. 21 *A*)	TYPE DE 3e GÉNÉRATION FILLE (= HK) (fig. 22 *C*) (issu de ♀H × ♂K)
APPARITION DES GALLES	V, VI.	VI (expérimentalement).
Couleur — Stades jeunes.	Rouge.	Rouge.
Couleur — Stades moyens.	Verte.	Verte.
Couleur — A la maturité.	Jaune, beige, marron.	Bistre.
Forme définitive.	Sphérique.	Sphérique.
Diamètre moyen (ø).	20,5 mm (pour 17 échantillons).	17 mm (pour 8 échantillon
Squames épidermiques.	Visibles.	Visibles, brunes, dispersé résidus fibreux peu no bles.
Protubérances.	Absentes totalement ou irrégulièrement distribuées, ou disposées en couronne latitudinale ou équatoriale.	Basses, légèrement crevass ou non, *en couronne la tudinale* dans la moi supérieure.
Déchirures corticales.	Absentes ou localisées à l'apex, ou irrégulièrement distribuées, parfois sur les protubérances en couronne.	Très réduites, le plus so vent au pôle supérieur, parfois aussi sur les p tubérances.
Position de la cavité larvaire. Rapport $\frac{\text{distance au sommet}}{\text{distance à la base}}$	# 1 (loge centrale).	1,06 à 1,2 (= loge subce trale).
Acquisition des caractères de la maturité.	Fin VII_1 ou $VIII_1$.	$VIII_1$.
Sortie des insectes.	fm $VIII_1$, IX_1, début X_1 pour 17 sur 22 exemplaires; VI_2, VII_2, $VIII_2$ pour 5 (la proportion des sorties en première année est généralement supérieure).	IX_1 (8 sur 8 échantillons)

Type de 1re génération fille (= H) (fig. 22 *B*) (issu de ♀L × ♂K)	Type de 3e génération fille (= H H) (fig. 22 *D*) (issu de ♀H × ♂H)	Forme *lignicolus* (fig. 21 *B*)
(expérimentalement).	VI (expérimentalement).	V, VI.
geâtre.	Rouge.	Brun rougeâtre.
âtre puis verte.	Grisâtre, puis vert grisâtre, puis brune.	Grisâtre.
ne bistre, ou bistre un u rougeâtre.	Marron clair.	Bistre à brun rougeâtre, ferrugineuse par place.
érique, parfois un peu riforme.	Sphérique, parfois piriforme, parfois bosselée.	Grossièrement ovoïde, bosselée, plus large que haute.
mm (pour 20 échantillons).	12,6 mm (pour 20 échantillons).	Grand ø : 9,2 mm (pour 20 échantillons. Petit ø : 8,5 mm
bles.	Visibles, rougeâtres à brunâtres, avec résidus fibreux abondants donnant un aspect moucheté.	Visibles.
es, *en couronne équatoriale* (de 5, 6, le plus souvent 7, 8, 9 ou 10).	Souvent en *couronne équatoriale ou sous-équatoriale*, assez élevées, largement crevassées, souvent aussi une ou deux au sommet.	
bles, sur les protubérances en couronne, et en us au sommet ou irrégulièrement placées.	Larges crevasses, soit sur les protubérances de la couronne susdite, soit en supplément de celle-ci et alors en anneau sous-équatorial.	Très développées et sans ordre.
à 1,45 (loge plus proche la base).	1,5 à 3 (loge excentrée vers la base). Parfois une loge imparfaite, centrale, inoccupée, au-dessus de la loge habitée.	7 à 13 (loge très proche de la base).
	IX_1.	Hiver.
X_1 pour 18 sur 19 échantillons. pour 1	Fin IX, 1 à fin X_1, pour 43 sur 61 échantillons.	VI_1, VII_2, rarement VI_3 et VII_3.

jeu dans la cécidogenèse, la réalisation d'une galle particulière par un hybride peut être admise — sur le plan théorique — assez aisément : que l'hybride sécrète une protéine vraiment originale, ou une protéine composite, il amène une substance différente de celle qu'amène séparément chacun des parents. La deuxième éventualité nous paraît d'ailleurs ici plus plausible. En effet, la pseudo-chimère (fig. 22 *A*) qui a servi de point de départ à notre raisonnement montre quelques caractères semblables à ceux d'une galle « hybride ». Or, ces caractères sont bien là le résultat des actions additives des deux espèces composantes.

D. — ÉTUDE COMPARATIVE DE CERTAINS CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DES INSECTES DES FORMES PARENTES ET DES TYPES EXPÉRIMENTAUX

1° Les sexués (deuxième génération fille).

Nous envisageons le caractère morphologique qui nous a permis de distinguer les deux espèces parentes : l'ornementation tégumentaire du mesoscutum postérieur central. Nous examinons ce caractère sur des individus appartenant aux souches parentes croisées d'une part, et à leurs decendants sexués « hybrides » d'autre part.

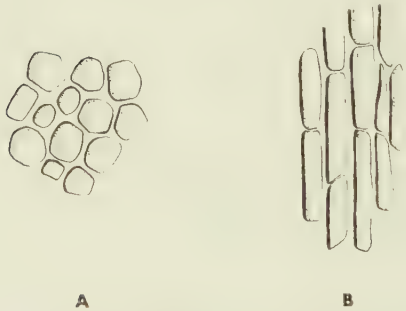


Fig. 23. — Tégument de la région postérieure centrale du mesoscutum.
A : chez *Andricus kollari*, f. s. *circulans*, mâle.
B : chez *Andricus lignicolus*, f. s. *vanheurni*, *femelle*.

Dans ces derniers, la femelle montre un mesoscutum réticulé, mais à mailles orientées longitudinalement jusqu'à donner un aspect strié. Mais cet aspect strié est moins accusé que chez la femelle maternelle *vanheurni*.

Les mâles d'origine hybride sont divers. Dans un lot de 41 individus descendant d'une même femelle agame hybride, nous observons la répartition suivante :

— Un quart environ du total montre un mesoscutum d'aspect plutôt réticulé (bien que moins nettement que chez un mâle *circulans*).

— Pour un autre quart, le mesoscutum est d'aspect strié.

— La moitié des individus, intermédiaires, ne peut être classée avec certitude dans une des deux catégories précédentes.

— Enfin, deux individus ont un mesoscutum presque lisse, brillant.

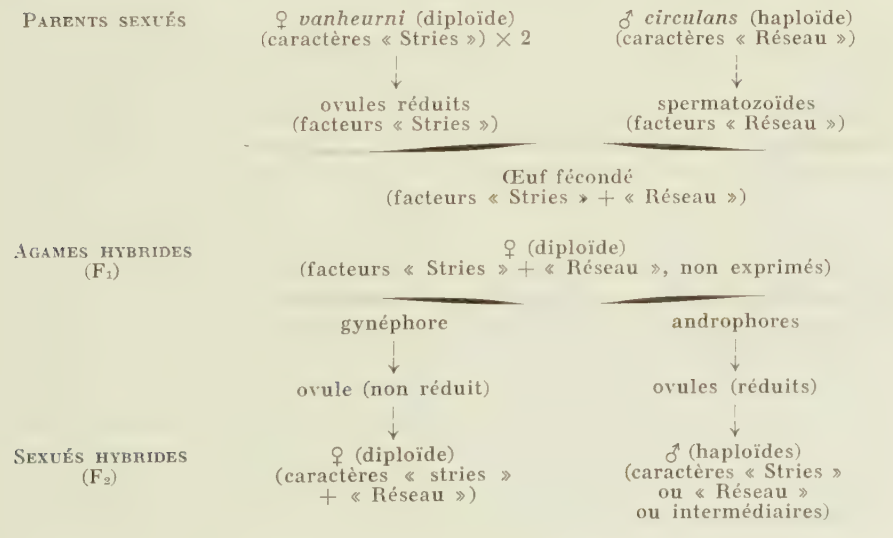
Par comparaison avec les parents, et *en simplifiant* les choses, le caractère morphologique du mesoscutum se présente ainsi :

Tableau XLIII

	Forme *circulans* (= kollari f. s.)	« Sexués hybrides » Type expérimental	Forme *vanheurni* (= *lignicolus* f. s.)
♀	Réticulé.	Réticulé-strié.	Fortement strié.
♂	Réticulé.	Réticulé ou strié, ou intermédiaire.	Strié.

Les résultats phénotypiques ci-dessus sont-ils justiciables d'une interprétation génétique, compatible avec les modalités particulières de la reproduction des Cynipides hétérogoniques ? L'examen des mâles est, à cet égard, des plus utiles, car leur état haploïde fait qu'ils expriment phénotypiquement les caractères génotypiques des gamètes de la femelle qui les engendre. Le polymorphisme des mâles est donc l'indice que le caractère du tégument du mesoscutum est sous la dépendance de plus d'un couple de facteurs allélomorphes. Deux couples de facteurs (au moins) doivent être responsables de ce caractère. (Ce pourrait être, par exemple, et en toute hypothèse, des facteurs régissant la disposition des cellules de l'hypoderme d'une part, et des facteurs régissant la formation de la cuticule d'autre part.)

La transmission de ces caractères, au long des étapes de la reproduction hétérogonique, devrait s'effectuer selon le schéma suivant :



Cette interprétation est bien en accord avec les résultats obtenus : en particulier, l'ovogenèse, non réductionnelle pour les agames (F_1) gynéphores, réductionnelle pour les agames androphores, permet de comprendre l'uniformité de la descendance des premières et la diversité de la descendance des secondes.

Deux remarques s'imposent en conclusion de cette étude :

a) L'hybridation est assez aisément obtenue et ses résultats sont normaux, féconds et relativement faciles à interpréter. Ceci donne à penser qu'il y a « congruence des génomes » des deux espèces (selon l'expression de Guyenot), ce qui n'est pas fait pour surprendre, dans un groupe où, d'après toutes les investigations faites en Europe, le nombre chromosomique des diverses espèces est, presque invariablement, $2n = 20$ (*in* Makino, 1951).

b) Une même femelle agame androphore est bien susceptible de produire des mâles génétiquement divers. Cette remarque apporte un soutien à l'hypothèse de la diversité génétique des mâles que nous avons proposée comme explication du déterminisme du sexe (chapitre III, iv).

2° *Les agames.*

(Tableau XLIV.)

Une interprétation génétique se révèle ici beaucoup plus hasardeuse que dans le cas précédent, en raison surtout de la variabilité des caractères, en particulier pour la forme parente *kollari*. Au moins, l'ensemble des résultats ci-dessus permet-il justement d'imaginer une cause à cette diversité des individus de la forme *kollari* : l'impureté génétique.

DISCUSSION

Par l'hybridation entre les formes sexuées des espèces *Andricus kollari* et *Andricus lignicolus*, nous obtenons une série de types expérimentaux de galles de forme agame. Dans cette série, deux résultats reproduisent assez nettement les types morphologiques naturels dont nous recherchons l'origine. Ce sont le type H à couronne équatoriale, provenant du croisement des sexués des formes parentes, et le type HK à couronne latitudinale, provenant du rétrocroisement d'un sexué descendant du type H et d'un sexué d'une forme parente (K). Par contre, le troisième résultat, le type HH, provenant du croisement de sexués descendant du type H, ne semble pas reconstituer un type naturel. Dans l'hypothèse de l'hybridation spontanée, il est d'ailleurs normal que ce dernier type de croisement se produise beaucoup plus difficilement que les deux précédents. Toutefois, ce troisième résultat nous précise le sens principal dans lequel s'exerce l'apport génétique dû à l'espèce *A. lignicolus* : le développement des déchirures corticales dans la région équatoriale de la galle.

TABLEAU XLIV

	FORME *kollari*	TYPE KH	TYPE H	TYPE HH	FORME *lignicolus*
Taille moyenne.	4,94 mm pour 32 exemplaires.	4,92 mm pour 6 exemplaires.	4,74 mm pour 16 exemplaires.	4,74 mm pour 12 exemplaires.	4,46 mm pour 25 exemplaires.
Couleur dominante.	Jaune beige ± brun, ou rougeâtre.	Beige marron.	Beige rougeâtre.	Rougeâtre.	Rouge pâle.
Taches jaunes ou orangées du segment médiaire.	Absente dans 5 cas sur 33.	Présentes, parfois à peine notables.	Bien visibles.	Bien visibles mais assez sombres.	Bien visibles.
Fossettes scutellaires.	Toujours noires.	Toujours noires.	Toujours noires.	Toujours noires.	Rouges dans les trois quarts des cas, ± noircies pour les autres, noires une fois (sur 60).
Carènes du segment médiaire.	Courbes (rarement presque droites).	Courbes.	Courbes nettement ou seulement modérément.	Presque droites ou un peu courbes.	Presque droites.
Espace entre les carènes.	Pubescences latérales.	Pubescences latérales.	Pubescences latérales.	Pilosité sur les carènes.	Presque glabre.

Un phénomène d'hybridation nous semble donc impliqué dans les variations morphologiques de la galle d'*A. kollari*. Mais nous devons délimiter la responsabilité exacte de ce phénomène dans la réalisation du caractère principal des galles atypiques (la couronne latitudinale ou équatoriale de protubérances plus ou moins crevassées), caractère qui n'est spécifique, ni des galles *kollari* en général, ni des galles *lignicolus*, en tenant compte des faits ci-dessous :

— Comme l'a fait remarquer déjà Beijerinck (1883), la possession d'une couronne de nodosités ou de protubérances variées est un attribut très fréquent des galles de la plupart des espèces les plus voisines d'*Andricus kollari* (donc de l'ancien genre *Cynips :* Mayr) comme *C. quercustozae* Bosc., *C. coriaria* H., *C. glutinosa* G., *C. tinctoria* Ol., *C. polycera* G., etc.

— Le même auteur a décrit les exemplaires « couronnés » de galles *kollari* notés au début de ce sous-chapitre, en Hollande à une époque (1883) où *Andricus lignicolus* n'était pas encore signalé dans ce pays. (*Andricus kollari* semble avoir gagné cette région, à la suite du chêne *cerris*, environ quelques décades avant *Andricus lignicolus*.)

Si bien que le rôle de l'hybridation peut se rapporter aux deux possibilités suivantes :

1° Ou bien le caractère « protubérances en couronne » est déterminé par un facteur récessif et incomplètement distribué dans l'espèce *A. kollari*. Alors, le seul brassage génétique intraspécifique pourrait amener la réalisation phénotypique d'un type de galles « couronné » (du moins, du type le plus réduit, à couronne latitudinale basse, peu crevassée, comme dans l'exemple de Beijerinck).

Dans ce cas, l'hybridation interspécifique serait un second moyen, parallèle, d'obtenir un résultat semblable, et d'autre part, le seul moyen, de toute façon, de réalisation des cas de variation plus accentués (avec couronne équatoriale, crevasses importantes).

2° Ou bien le caractère « protubérances en couronne plus ou moins crevassées » est entièrement le fruit de l'hybridation. La réalisation de ce caractère original serait assurée par les interactions factorielles nouvelles résultant de la mise en présence de génomes différents.

Mais pour interpréter les exemplaires de Beijerinck, on devrait alors admettre que l'espèce *Andricus kollari*, dans son ensemble, s'est trouvée génétiquement « impurifiée », dans les régions où elle coexiste avec *Andricus lignicolus*, par hybridation avec celle-ci. On comprendrait alors qu'elle ait pu exprimer le caractère qui nous occupe, dans les régions marginales de son aire d'extension, en l'absence locale (et provisoire d'ailleurs) de l'espèce *Andricus lignicolus*.

L'expérimentation avec une population *kollari* tout à fait isolée de l'espèce *A. lignicolus* — si le cas existe biogéographiquement — pourrait permettre de résoudre ce problème (1).

(1) L'Angleterre semble, actuellement, offrir une telle population. Nous n'avons pu malheureusement essayer de profiter de cette possibilité. Nous avons en effet été abusés par une note de Parfitt (1856) signalant la récolte d'*Andricus lignicolus* en Angleterre, note qui se révèle erronée.

CONCLUSION

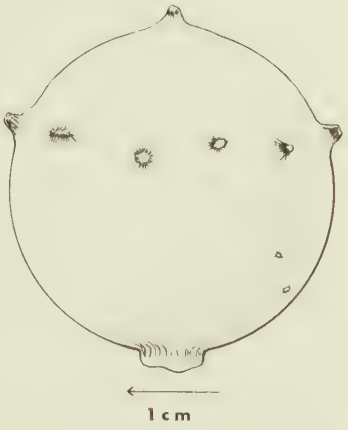


Fig. 24. — Galle de la forme agame de *Cynips quercustozae*.

De toute façon, nous pensons, à la suite de nos expériences, que l'hybridation entre les formes sexuées des espèces *A. kollari* et *A. lignicolus* est possible, à tout moment, et avec beaucoup de chance dans les conditions naturelles. Ce phénomène est capable de provoquer ou d'accentuer une variation morphologique de la galle *kollari* (et probablement aussi de la morphologie des insectes de cette forme, dont certains caractères donnent bien une impression d'hétérogénéité). Nous avons ainsi la preuve qu'une possibilité de variation par suite d'une hybridation existe chez les Cynipides gallicoles. Le fait que certains spécimens de nos types expérimentaux sont, en réduction, les copies assez frappantes des galles de l'espèce *Cynips quercustozae* (fig. 24) du Midi de la France, ou de celles de *Cynips insana* du Moyen-Orient, montre l'intérêt qu'il y aurait à mesurer la part de l'hybridation dans le groupe des espèces périméditerranéennes de l'ancien genre *Cynips :* Mayr.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Considérations sur l'évolution des Cynipides gallicoles.

A partir de la souche des *Aulacini,* deux groupes ont évolué indépendamment et différemment : les *Rhoditini,* adaptés au genre *Rosa,* presque tous parthénogénétiques thélytoques, et les Cynipides hétérogoniques, adaptés à l'érable ou surtout aux chênes. L'espèce *Diastrophus rubi,* fortement déficitaire en mâles, était considérée comme un terme de passage entre les *Aulacini* à rapport des sexes équilibré (arrhénotoques facultatifs) et les *Rhoditini* (thélytoques). Nous montrons que cette opinion est erronée, car *Diastrophus rubi* n'a aucune tendance à la thélytoquie. D'ailleurs, dans le groupe des *Rhoditini,* des mâles existent, nombreux, dans certaines espèces (ex : *Diplolepis kiefferi*) ou persistent dans certains domaines géographiques pour d'autres espèces (voir p. 524); c'est donc plutôt après leur installation sur le genre *Rosa* que les espèces des *Rhoditini* doivent acquérir la parthénogenèse thélytoque en corrélation avec la diminution du nombre des mâles.

De nombreuses espèces, parmi les *Aulacini,* ont acquis une parthénogenèse thélytoque, en même temps que les mâles disparaissaient (ou devenaient très rares). Ces espèces (unisexuées) adaptées à diverses plantes-hôtes n'ont pas ouvert de voie d'évolution importante, ce qui n'est pas surprenant. Par contre, les *Aulacini,* qui montrent un *dédoublement du cycle annuel de développement,* nous offrent une base à l'hypothèse selon laquelle l'hétérogonie résulte d'une modification d'un cycle à deux générations successives. Les trois espèces qui montrent ce phénomène (*Xestophanes potentillae* et *Xestophanes brevitarsis,* espèces bisexuées, et *Aulacidea pilosellae,* espèce unisexuée) ne sont certes pas des termes de passage entre les *Aulacini* simples et les espèces hétérogoniques. Mais elles montrent que, dans ce groupe-souche des *Aulacini,* la tendance à l'établissement de deux générations en un an existe assez généralement. Nous remarquons même que cette tendance se réalise presque chaque fois qu'un Cynipide gallicole trouve, sur son hôte végétal, les conditions suffisantes : plante vivace, montrant des organes en croissance du printemps à la fin de l'automne, les organes attaqués pouvant de plus persister l'année durant. La plante-hôte *Potentilla tormentilla* n'obéit pas à cette dernière condition, et justement, l'établissement, par *Xestophanes brevi-*

tarsis, d'une génération hivernale semble irréalisable (ou à la rigueur très rarement réalisé).

Par contre, une étape ne nous est pas montrée qui consisterait, à la suite d'une mutation éthologique, en la diversification des points d'implantation des deux générations successives d'une même espèce. Un des caractères de l'hétérogonie vraie est, en effet, la dissemblance saisonnière des galles et de leurs lieux de formation respectifs sur les arbres. Nous constatons bien le résultat probable d'une mutation éthologique dans l'espèce *Xestophanes potentillae*, mais en l'occurrence, ce phénomène y a différencié deux races, et non des générations successives d'une même espèce.

Parmi les *Aulacini*, une espèce a acquis l'hétérogonie : *Pediaspis aceris*. Elle nous prouve que le processus biologique aboutissant à l'hétérogonie a pu se produire entièrement dans ce groupe.

Dans l'ensemble des espèces hétérogoniques, nous montrons, en ce qui concerne la détermination du sexe, que *tous les stades de complexité jalonnent l'évolution biologique à l'intérieur de ce groupe.* En effet, le phénomène prend place, dans l'espèce *Biorhiza pallida (pro parte)*, au niveau d'une femelle agame mère des sexués; il a lieu, dans l'espèce *Pediaspis aceris*, au niveau de la génération sexuée précédente, et dans l'espèce *Andricus kollari* (comme pour *Neuroterus quercusbaccarum*), au niveau des agames de la génération encore antérieure.

Si les agames de ces diverses espèces sont toutes caractérisées par l'exercice exclusif de la parthénogenèse, elles ne sont pas identiques. Celles de l'espèce *Biorhiza pallida* (p. p.) sont deutérotoques. Toutes les autres sont arrhénotoques ou thélytoques, mais les agames de l'espèce *Pediaspis aceris* sont déterminées par la génération précédente, et celles des espèces plus complexes, deux générations auparavant.

Les espèces hétérogoniques les plus simples (*Biorhiza pallida*, et surtout *Pediaspis aceris*) nous révèlent de plus un fait (d'expérience) important : *la parthénogenèse thélytoque possible des femelles de la génération sexuée.*

Par ce caractère, les *femelles sexuées des espèces hétérogoniques se distinguent complètement des femelles des* Aulacini *bisexués*, dont la parthénogenèse est toujours arrhénotoque. L'hétérogonie du type le plus simple comporte donc :

1° Dans la génération agame, la parthénogenèse deutérotoque (ou même arrhénotoque et thélytoque).

2° Dans la génération sexuée, l'aptitude (moins évidente, car décelée expérimentalement) des femelles à la parthénogenèse thélytoque.

Nous avons indiqué que ce dernier phénomène amène, selon toute probabilité, la production de femelles agames homozygotes. Cette production a certainement joué un rôle dans la différenciation des types d'agames nécessaires à la réalisation du cycle hétérogonique

le plus complexe (même si, actuellement, de telles femelles ne jouent pas un rôle nécessaire dans les espèces où leur réalisation est possible). L'interprétation de la détermination du sexe dans les espèces à cycle complexe, que nous proposons, suppose l'existence de femelles de cette nature génétique.

Avec l'espèce *Andricus quadrilineatus*, nous pouvons connaître les conditions d'une *transformation de l'hétérogonie*. Dans ce cas, toutes les femelles agames acquièrent la propriété d'engendrer directement des agames semblables, en plus des mâles ou des femelles sexuées. (On ne peut toutefois pas dire, d'une agame, pondeuse de mâles et de femelles agames, qu'elle est deutérotoque, car ses descendants, bien que contemporains, appartiennent à deux générations différentes !) Cette surprenante propriété est acquise dans le cadre d'un cycle de développement, caractérisé par la concomitance et le voisinage le plus étroit entre les galles des deux formes (agame et bisexuée).

La génération sexuée dans ce cas est probablement incapable de produire une descendance. De toute façon, elle est superflue. Nous qualifions cette transformation de l'hétérogonie, de « *surévolution* ». En effet, l'espèce qui en est l'objet perd le bénéfice de la génération sexuée (siège éventuel de recombinaisons génétiques). Elle est vouée à la stabilité, très peu modifiable, des espèces parthénogénétiques thélytoques.

Ayant précisé *les voies de l'évolution* dans le groupe des Cynipides gallicoles, nous cherchons à en découvrir aussi les *moyens* (du moins certains d'entre eux).

La mutation, et surtout la *mutation physiologique*, nous semble le moyen le plus important, comme il est de règle en général. Nous mettons en cause le rôle de mutations physiologiques, dans le cas du bivoltinisme des *Aulacini* et des races cécidologiques de *Xestophanes potentillae*. Nous pouvons prévoir aussi leur responsabilité, dans la différenciation des races biologiques d'*Andricus sieboldi*, *Andricus albopunctatus*, *Andricus quadrilineatus* par exemple, et dans celle des principaux stades de l'évolution biologique des Cynipides gallicoles.

Mais dans ce groupe d'insectes, une mutation éthologique ou biologique s'exprime souvent d'une façon immédiatement spectaculaire, par l'intermédiaire de la galle. On est tenté d'écrire que l'effet cécidogène multiplie (sur le plan phénotypique) la cause génétique (la mutation). Il en résulte que la systématique tend à distinguer sous des appellations spécifiques différentes (pour des dissemblances cécidologiques, d'une seule des deux générations parfois) des populations qui constituent entre elles, en réalité, un « *Syngameon* » (1) (au sens de Lotsy, 1918, *in* Cuénot, 1936). L'exemple que nous étudions, de l'hybridation

(1) *Syngameon* : population dont les membres peuvent se croiser entre eux et échanger des gènes. Correspond selon les cas à un jordanon, un linnéon, un genre ou plus même.

entre les espèces *Andricus kollari* et *Andricus lignicolus*, illustre cette conception. *L'hybridation*, en réalisant des combinaisons génétiques nouvelles, peut donc jouer un rôle dans la genèse des espèces. Nous le soupçonnons particulièrement dans le cas des espèces de l'ancien genre *Cynips* (Mayr). D'autres « syngameons » existent certainement chez les Cynipides gallicoles.

Ceci nous conduit à une dernière remarque. Dans ce groupe d'insectes, une *systématique* valable ne peut qu'être *biologique*, c'est-à-dire que la référence à une galle bien individualisée, le contrôle de l'isolement des espèces et surtout l'élevage expérimental des formes hétérogoniques sont indispensables.

RÉSUMÉ
DES PRINCIPAUX RÉSULTATS APPORTÉS PAR CE MÉMOIRE

1° Chez les *Aulacini* bisexués [*Aylax minor* Hartig, *Aulacidea hieracii* (Bouché), *Xestophanes brevitarsis* (Thomson), *Xestophanes potentillae* (Retzius), *Diastrophus rubi* (Bouché)], le calcul du rapport des sexes révèle une assez large variété. Mais il est montré expérimentalement que la descendance d'une femelle vierge est *toujours* constituée de mâles. Compte tenu des données cytologiques déjà connues, on peut tenir pour assuré que la reproduction de ces espèces s'effectue avec *parthénogenèse facultative arrhénotoque*. Si les mâles d'origine parthénogénétique (expérimentale) sont génétiquement équivalents aux mâles « non parentaux » naturels, leur production dans les conditions naturelles semble rare.

2° Chez les *Aulacini* unisexués, nous vérifions, en particulier chez *Aulacidea pilosellae* (Kieffer) et *Liposthenus latreillei* (Kieffer), que la reproduction s'effectue par *parthénogenèse thélytoque* obligatoire. Nous signalons, en outre, l'obtention de *deux mâles accidentels* dans l'espèce *Phanacis hypochoeridis* (Kieffer).

3° L'étude de l'espèce *Xestophanes potentillae* et de ses variations cécidologiques amène à constater l'existence de deux *races éthologiques*, non toujours séparées géographiquement. A côté de la forme typique de l'espèce, nous définissons une sous-espèce nouvelle : *Xestophanes potentillae armoricanus*.

4° *Le dédoublement du cycle annuel de développement* est mis en évidence pour la première fois, dans trois espèces d'*Aulacini*. Ce phénomène se produit assez rarement chez *Xestophanes brevitarsis*, mais beaucoup plus généralement dans une population localisée de la race typique de *Xestophanes potentillae* et dans l'espèce unisexuée *Aulacidea pilosellae*.

5° Chez les Cynipides du chêne, *l'hétérogonie est vérifiée* expérimentalement entre les formes *Neuroterus aprilinus* Giraud et *Neuroterus schlechtendali* Mayr, et entre les formes *Andricus urnaeformis* B. de Fonscolombe et *Andricus sufflator* Mayr.

6° Dans l'espèce *Cynips agama* Hartig, *une forme sexuée alternante* est mise expérimentalement en évidence : *Cynips mailleti* (f. s.) f. n.

7° Dans l'espèce *Andricus giraudianus* Dalla Torre et Kieffer, *une forme alternante sexuée* est mise expérimentalement en évidence. Elle correspond à la forme sexuée *Andricus amenti* Giraud.

8° Une *espèce nouvelle*, voisine de la précédente et de l'espèce *Andricus callidoma* Hartig, est découverte : *Andricus rupellensis* (f. s.) sp. n. La forme sexuée de cette espèce est obtenue expérimentalement à partir de la forme agame : *Andricus alniensis* (f. a.) f. n.

9° Dans l'espèce *Andricus sieboldi* Hartig, est mise en évidence, expérimentalement, *une forme alternante sexuée, totalement différente* de la forme *testaceipes*, obtenue par Adler. Nous définissons donc une sous-espèce, *Andricus sieboldi occidentalis* (f. a.) s. s. n., et sa forme alternante, *poissoni* (f. s.) f. n. Cette forme sexuée est comparée aux formes homologues des espèces *Andricus quercusradicis* (Fabricius) et *Andricus quercuscorticis* (L.).

10° Chez les Cynipides hétérogoniques, l'élevage des formes radicicoles agames des espèces *Pediaspis aceris* (Gmelin) et *Biorhiza pallida* (Olivier) est obtenu pour la première fois expérimentalement. De même, l'élevage complet et continu durant plusieurs générations est obtenu (sur une assez large échelle pour la première fois) dans l'espèce *Andricus kollari* (Hartig).

11° L'étude détaillée de la reproduction révèle l'existence de *plusieurs modalités, de complexité croissante*, dans les espèces *Biorhiza pallida* (pro parte), *Pediaspis aceris*, *Andricus quercusradicis* et *Andricus kollari* (équivalente à *Neuroterus quercusbaccarum* L. étudiée par Doncaster).

Le rapport des sexes de la génération bisexuée calculée sur un grand nombre d'individus de plusieurs espèces montre un léger déficit en mâles.

12° Pour la première fois, la *reproduction parthénogénétique est obtenue dans la génération bisexuée* de Cynipides hétérogoniques. En effet, l'aptitude à la parthénogenèse thélytoque des femelles de cette génération est mise en évidence dans l'espèce *Pediaspis aceris*, et à un degré moindre dans l'espèce *Biorhiza pallida*. Par contre, nous constatons, chez *Andricus kollari* (après Doncaster, chez *Neuroterus quercusbaccarum*), que les femelles de la génération sexuée des espèces hétérogoniques complexes n'ont aucune aptitude parthénogénétique.

13° Une nouvelle *interprétation de la détermination du sexe* chez les Cynipides hétérogoniques à cycles complexes est proposée. Elle s'appuie sur les faits cytologiques révélés par Doncaster et Dodds, et sur nos propres expériences biologiques. Cette interprétation consiste essentiellement à attribuer des potentialités génétiques différentes aux mâles, en ce qui concerne la transmission du sexe.

Le problème des espèces du genre *Andricus*, réputées agames permanentes, est résolu de la façon suivante (14°, 15° et 16°).

14° Dans l'espèce *Andricus albopunctatus* (Schlechtendal), il existe en réalité une *forme sexuée, alternante et obligatoire : Andricus barbotini* (f. s.) f. n. Cette forme sexuée et la forme agame sont concomitantes et ne montrent donc pas d'alternance saisonnière.

15° Dans l'espèce *Andricus quadrilineatus* Hartig, une *forme sexuée* est également mise en évidence. Elle correspond à la forme *Andricus kiefferi* Pigeot, 1900. Mais cette forme n'est *pas obligatoire*, la forme agame produisant en même temps des sexués, et directement des agames. Cette espèce est la seule à montrer ce mode de reproduction parmi les Cynipides gallicoles.

16° D'autre part, le *regroupement en une seule* des espèces *Andricus quadrilineatus* et *Andricus marginalis* (Schlechtendal) est biologiquement démontré.

17° Le cas des races supposées agames permanentes, chez les *Andricus* hétéroïques, est envisagé avec l'espèce *Andricus kollari*. Aucun résultat confirmant cette supposition n'est obtenu.

18° L'étude expérimentale de variations biologiques (le bivoltinisme) et cécidologiques est effectuée dans l'espèce *Xestophanes potentillae*. Elle met en cause la responsabilité de *mutations physiologiques*.

19° D'autre part, il est montré expérimentalement qu'une variation morphologique de la galle d'*Andricus kollari* est le résultat d'une hybridation entre cette espèce et l'espèce *Andricus lignicolus* (Hartig).

N. B. : Holotypes des espèce, sous-espèce et formes nouvelles, déposés à la Faculté des Sciences de Rennes (Collection Folliot).

Paratypes déposés au Museum d'Histoire Naturelle, Paris.

SUMMARY

Studying the Biology of several species in most genera of gallcausing *Cynipinae* in western France, we obtain the following results :

1° In the tribe *Aulacini*, virgin females always produce male offspring in the bisexual species *Aylax minor*, *Aulacidea hieracii*, *Xestophanes brevitarsis*, *X. potentillae* and *Diastrophus rubi*. From the cytological data of Dodds (1938) and from our own experiences, it is quite certain that all these species reproduce through facultative haploïd parthenogenesis.

2° In *Xestophanes potentillae*, there are two ethological races, which lay eggs (and determine galls) either into the leaf-stalks or into the roots; the last one is named : *Xestophanes potentillae armoricanus* s. sp. n.

3° Among the *Aulacini* three species have a double annual life — cycle : *Aulacidea pilosellae* (a unisexual species), *Xestophanes potentillae* (in a peculiar and geographically limited population of one of the two races) and *X. brevitarsis* (only a few individuals).

4° In the *Cynipini*, alternation of generations is definitively experimentally proved in the following cases :

Agamic forms	Sexual forms
Neuroterus schlechtendali Mayr	*N. aprilinus* Giraud
Cynips agama Hartig	*C. mailleti* f. n.
Andricus urnaeformis B. de Fons.	*A. sufflator* Mayr
Andricus giraudianus D. T. and K.	*A. amenti* Giraud
Andricus alniensis f. n.	*A. rupellensis* sp. n.
Andricus sieboldi occidentalis s. sp. n.	*A. poissoni* f. n.
Andricus albopunctatus (Schlechtendal).	*A. barbotini* f. n.
Andricus quadrilineatus Hartig.	*A. kiefferi* Pigeot

5° In the last species, the following extraordinary characteristic is demonstrated : Each agamic female is able to produce, at the same time, both similar agamic females and sexual females or males.

6° On the contrary we do not observe that the agamic form *Andricus Kollari* is able to reproduce directly the similar agamic form.

7° Among the alternating *Cynipinae*, we experimentally proved several stages of different biological specialization in the reproduction of the following species :

Biorhiza pallida (pro parte).
Pediaspis aceris.
Andricus quercusradicis.
Andricus kollari.

the last case being similar to that of *Neuroterus quercusbaccarum* studied by Doncaster (1910-1916).

8° For the first time, parthenogenesis is obtained in the sexual generation of two alternating species : *Biorhiza pallida* and *Pediaspis aceris.*

9° A new interpretation of sex-determination in the more complex gall-maker *Cynipinae* is offered. It is founded on the cytological data of Doncaster and Dodds, and on our own biological experiences. It suggests that the agamic male-producing females, produces (at least) two kinds of genetically different males (with regard to the sexual factors).

10° At the end, we show that hybridization between the sexual forms of the two species *Andricus lignicolus* and *A. kollari,* and backcross with the second one, produce similar types of galls to some of the galls of *A. kollari* observed in natural conditions.

(Laboratoire de Biologie Générale, Faculté des Sciences, Rennes.)

BIBLIOGRAPHIE

Adler (H.), 1877. — Beitrag zur Naturgeschichte der Cynipiden. *Deutsche Ent. Zeits.*, **21**, p. 209-248. — 1881. Ueber den Generationswechsel der Eichengallwespen. *Zeits. Wiss. Zool.*, **35**, p. 151-246, pl. X-XII). Et traduction Lichtenstein (J.), Baillière, édit., Paris.

Alston (R. E.) et Turner (B. L.), 1963. — *Biochemical Systematics*. Prentice-Hall, édit., Englewood Cliffs (N. J.), U. S. A.

Askew (R. R.), 1961. — On the Biology of the Inhabitants of Oak Galls of *Cynipidae* (Hymenoptera) in Britain. *Trans. Soc. Brit. Ent.*, **14**, p. 237-268.

Barbotin (F.), 1941. — Sur les Cynipides gallicoles (Hyménoptères) du département d'Ille-et-Vilaine. *Bull. Soc. Sci. Bretagne*, **18**, p. 42-50. — 1954. *Aulacidea subterminalis Niblett*, Cynipide gallicole nouveau pour la France (Hym. *Cynipidae*). *Bull. Soc. Ent. France*, **59**, p. 149-151.

Bassett (H. F.), 1873. — On the habits of certain Gall Insects of the genus *Cynips*. *Canadian Ent.*, **5**, p. 91-94.

Beijerinck (M. W.), 1883. — *Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen*. Johannes Mueller, édit., Amsterdam, p. 1-198, 6 pl. et Verh. K. Akad. Wetenschappen, **22**, p. 132-? — 1897. Sur la cécidogenèse et la génération alternante chez le *Cynips calicis*. Observations sur la galle de l'*Andricus circulans*. *Arch. Néerl. d. Sc. exactes et naturelles*, **30**, p. 387-444, pl. XVI, XVIII. — 1902. Ueber die sexuelle Generation von *Cynips Kollari*. *Marcellia*, **1**, p. 13-20.

Benson (R. B.), 1953. — *In* Marsden-Jones (E. M.).

Berland (L.), 1951. — *In* Grassé (P. P.) : *Traité de Zoologie*, t. X.

Burkill (H. J.), 1940. — The reputed apterousness of *Biorrhiza pallida* Oliv. *Ent. Rec.*, London, **52**, p. 31-33.

Camus (A.), 1936-1954. — *Les Chênes*. Lechevalier, édit., Paris.

Chamisso (A.), 1819. — *De Animalibus*, I, De Salpa. Berlin.

Connold (E. T.), 1901. — *British vegetable galls*. Hutchinson, édit., London.

Corillon (R.), 1958. — Sur l'extension du *Quercus cerris* sur la côte d'Emeraude. *Bull. Labor. Maritime Dinard*, **44**, p. 36-38.

Cuénot (L.), 1936. — *L'Espèce*. Doin, édit., Paris.

Dalla Torre (C. W. Von) et Kieffer (J. J.), 1910. — *Cynipidae*. In : *Das Tierreich*, Liefg., **24**, Berlin.

Darboux (G.) et Houard (C.), 1907. — Galles de Cynipides. *Nouv. Arch. Muséum*, Paris, 4e sér., **9**, p. 173-262, pl. 11-28.

Dettmer (H.), 1925. — Neue Cynipiden aus den Niederlanden. *Natuurhist. Maandb.*, Maastricht, **14**, p. 122-125. — 1927. Eine neue Cynipidengalle. *Marcellia*, **24**, p. 142-143.

Docters Van Leeuwen (W. M.), 1934. — Die Sexuelle Generation von *Andricus solitarius* Fonsc. *Tijdschr. Ent.*, **77**, p. 232-234. — 1947. Bisexual generation of *Diplolepis disticha* Htg. (Cynipide). *Tijdschr. Ent.*, **88**, p. 271-275. — 1956. The bigamic generation of *Andricus corruptrix* Schlechtendal and *Andricus lignicolus* Hartig. *Tijdschr. Ent.*, **98**, p. 251-259.

Docters Van Leeuwen (W. M.) et Dekhuijzen-Maasland (J. M.), 1958. — The bigamic generation of *Andricus corruptrix* Schlechtendal and *Andricus lignicolus* Hartig *(Hymenoptera Cynipidae)*, Part II. *Tijdschr. Ent.*, **101**, p. 101-111.

Docters Van Leeuwen (W. M.) et Alta (H.), 1946. — *Gallenboek*. Breughel, édit., Amsterdam, p. 1-288.

Dodds (K. S.), 1938. — Chromosome numbers and spermatogenesis in some species of the Hymenopterous family *Cynipidae*. *Genetica*, **20**, p. 67-84. — 1939. Oogenesis in *Neuroterus Baccarum* L. *Genetica*, **21**, p. 177-193.

Doncaster (L.), 1910. — Gametogenesis of the gall-fly *Neuroterus lenticularis* (Spathegaster baccarum). Part I. *Proc. R. Soc.* London, B, **82**, p. 88-113, pl. 1-3. — 1911. Part II. *Ibidem*, **83**, p. 476-489, pl. 17. — 1916. Gametogenesis and sex-determination in the gall-fly, *Neuroterus lenticularis (Spathegaster baccarum)*. Part III. *Ibidem*, **89**, p. 183-200, pl. 6-7.

Eady (R. D.) et Quinlan (J.), 1963. — *Hymenoptera, Cynipoidea*, key to families and subfamilies and *Cynipinae* (including galls). *Royal Ent. Soc.* London, Handbooks for the identification of British Insects, vol. VIII, Part. I (a), p. 1-81.

Eberle (G.), 1954. — Knoppergalle und Zerreiche. *Jahrb. Nassau. Ver. Nat.*, **91**, p. 83-96, pl. I-III.

Fockeu (H.), 1889. — *Contribution à l'histoire des galles. Etude anatomique de quelques espèces.* C. Roble, édit., Lille, p. 1-110.

Folliot (R.), 1959 *a*. — Sur le cycle de développement de *Xestophanes potentillae* Retz. *C. R. Acad. Sci.*, **249**, p. 1948-1950. — 1959 *b*. Observations sur le cycle de développement de *Xestophanes potentillae* Retz. dans l'Ouest de la France (Hym., *Cynipidae*). *The ontogeny of insects*, Acta symposii de evolutione insectorum, Prague, 1959, p. 372-374. — 1960. Sur la reproduction de *Diastrophus rubi* Hartig. *C. R. Acad. Sci.*, **251**, p. 2597-2598. — 1961. Sur le regroupement des espèces *Andricus quadrilineatus* Hartig et *Andricus marginalis* Schlechtendal. *Ibidem*, **253**, p. 3050-3052.

Folliot (R.) et Maillet (P. L.), 1963. — Sur l'évolution biologique dans le groupe des Cynipides gallicoles d'Europe occidentale (Hyménoptères, *Cynipidae*). *Proceedings XVI^e Internat. Congress Zool.*, **1**, p. 11.

Fournier (P.), 1946. — *Les quatre flores de la France*, Lechevalier, édit., Paris.

Giraud (J. E.), 1859. — Signalement de quelques espèces nouvelles de Cynipides et de leurs galles. *Verh. Zool. Bot. Ges.*, Wien, **9**, p. 337-374.

Hartig (T.), 1840. — Ueber die Familien der Gallwespen. *Zeits. Ent.*, **2**, p. 176-209. — 1841. Erster Nachtrag zur Naturgeschichte der Gallwespen. *Ibidem*, **3**, p. 322-358, 1 pl. — 1843. Zweiter Nachtrag zur Naturgeschichte der Gallwespen. *Ibidem*, **4**, p. 395-422.

Hegi (G.), 1906-1931. — *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, vol. III, Lehmann, édit., Munich.

Houard (C.), 1903. — Recherches anatomiques sur les galles de tiges : Pleurocécidies. *Bull. Sci. Fr. Belg.*, **38**, p. 140-419. — 1908-1909. *Les Zoocécidies des plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée*, t. I et II, Hermann, édit., Paris.

Hyeronimus (G.), 1890. — Beitraege zur Kenntniss der europaeischen Zoocecidien und der Verbreitung derselben. *Jahresb. Schlesischen Ges. Vaterl. Cult.*, suppl. au vol. **68**, p. 49-272.

Ionescu (M. A.), 1957. — *Cynipinae. Fauna Republicii Populare Romîne*, Insecta, IX-2, p. 1-246, Academici Republicii Populare Romîne, édit., Bucarest.

Kieffer (J. J.), 1887. — Suite aux contributions à la faune et à la flore de Bitche. *Bull. Soc. Hist. Nat. Moselle*, **17**, p. 1-47. — 1897-1901. *Monographie des Cynipides d'Europe et d'Algérie*. Hermann, édit., Paris, t. I, p. 1-687, 27 pl.

Kinsey (A. C.), 1919. — Fossil *Cynipidae*, *Psyche*, **26**, p. 44-49. — 1920 *a*. Life histories of American *Cynipidae*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **42**, p. 319-357, pl. 28-31. — 1920 *b*. Phylogeny of Cynipid genera and biological characteristics. *Ibidem*, **42**, p. 357-402, pl. 32. — 1923. The gall wasp genus *Neuroterus (Hymenoptera)*. *Indiana Univ. Studies*, **10**, p. 1-150. — 1929. The gall wasp genus *Cynips*. A study in the origin of species. *Ibidem*, **16**, p. 1-577. — 1936. The origin of the higher categories in *Cynips*. *Indiana Univ. Publ. Sci. Ser.*, **4**, p. 1-334.

Kofler (L.), 1963. — *Croissance et développement des plantes*. Gauthiers-Villars, édit., Paris.

Lacaze-Duthiers (H.), 1853. — Recherches pour servir à l'histoire des galles. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, **19**, p. 273-354.

MAKINO (S.), 1951. — *An atlas of the chromosome numbers in animals.* The Iowa State College Press, Ames, U. S. A.

MARSDEN-JONES (E. M.), 1953. — A study of the life-cycle of *Adleria kollari* Hartig, the marble or Devonshire gall. *Trans. R. ent. Soc. London*, **104**, p. 195-222, 2 pl.

MAYR (G. L.), 1870-1871. — Die Mittel-Europaeischen Eichen-Gallen in Wort und Bild. *Jahresb. der wiener Kommunal-Oberrealschule in der Rossau*, **9**, **10**. Et T. O. Weigel, édit., Leipzig, 1907, p. 1-70, 5 pl. — 1876. Die Europaeischen Cynipiden-Gallen mit Ausschluss der auf Eichen vorkommenden Arten. *Ibidem*, **15**, p. 1-24, pl. I-III. — 1881. Die Genera der Gallenbewohnenden Cynipiden. *Ibidem*, **20**, p. 1-38. — 1882. Die Europaeischen Arten der Gallenbewohnenden Cynipiden. *Ibidem*, **21**, p. 1-44.

MOLLIARD (M.), 1921. — La galle d'*Aulax minor* Hartig. *Rev. gén. Bot.*, **33**, p. 273-294, pl. 46-53.

1940. NIBLETT (M.). — Some notes on the Cynipid genus *Neuroterus*. *Entomologist*, **73**, p. 254-258. — 1941. Notes on the Cynipid genera *Cynips*, *Biorhiza and Trigonaspis*. *Ibidem*, **74**, p. 153-157. — 1945. British gall-causing *Cynipidae*. IV. *Ibidem*, **78**, p. 72-74. — 1948. More alternating generation in *Cynipidae* (Hym.). *Proc. R. Ent. Soc.* London, B, **17**, p. 142-144. — 1948-1949. Retarded emergences in *Cynipidae (Hymenoptera)*. *Proc. S. London ent. nat. Hist. Soc.*, 1948-1949, p. 159-160. — 1953-1954. A note on the oak marble gall wasp (Hym., *Cynipidæ*). *Ibidem*, 1953-1954, p. 143-144.

NYSTERAKIS (M. F.), 1946. — Nouvelle interprétation de la formation des Cécidies. *C. R. Acad. Sci.*, **222**, p. 1133-1134. — 1947. Zoocécidies et substances de croissance. *C. R. Soc. Biol.*, **141**, p. 1218-1219. — 1948. Autres preuves sur la sécrétion d'auxines par certains insectes. *C. R. Acad. Sc.*, **226**, p. 1917-1919.

PARFITT (E.), 1856. — Note on *Cynips lignicola* and its parasits. *Zool.*, **14**, p. 5074-5076.

PATTERSON (J. T.), 1928. — Sexes in the *Cynipidae*, and male-producing and female-producing lines. *Biol. Bull.*, **54**, p. 201-211.

PICARD (F.), 1925. — Sur la Biologie de *Cynips calicis*. *Feuille Naturaliste*, **46**, p. 107-108. — 1928. Répartition géographique des espèces du genre *Cynips*. *Compt. Rend. Soc. Biogéogr.*, **5**, p. 18-20. — 1931. Recherches biologiques sur un Cynipide, *Biorhiza pallida* Ol. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **65**, p. 58-102.

PIGEOT (P.), 1900. — Description d'une espèce nouvelle d'*Andricus*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Ardennes*, **6**, p. 80.

PFUETZENREITER (F.) et WEIDNER (H.), 1958. — Die Eichengallen im Naturschutzgebiet Favoritepark in Ludwigsburg und ihre Bewohner. *Veröff. Landesstelle Naturs. Landschafts. Baden-Württemberg*, **26**, p. 88-130.

RILEY (C. V.), 1873. — Controlling sex in butterflies. *American Nat.*, **7**, p. 513-521.

ROSS (J.), 1938. — *Neuroterus schlechtendali* Mayr *(Hymenoptera, Cynipidae)*. *London Naturalist*, 1938, p. 36-39.

ROTH (P.), 1949. — Beiträge zur Biologie der Gallwespen. *Verh. Naturf. Ges.*, Basel, **60**, p. 104-178.

SCHENK (A.), 1862-1863. — Beitraege zur Kenntniss der nassauischen Cynipiden (Gallwespen) und ihrer Gallen. *Jahreb. Ver. Naturk.*, Nassau, **17-18**, p. 125-260; ou Beitraege, etc., J. Niedner, édit., Wiesbaden, 1865.

VON SCHLECHTENDAL (D.), 1884. — Ueber *Andricus xanthopsis*, *Neuroterus aprilinus* und *Schlechtendali*. *Wien. Ent. Zeit.*, **3**, p. 99-106.

SCHNETZLER (J. CL.), MEYER (J.) et MARESQUELLE (H. J.), 1962. — Observations sur la croissance hivernale normale et expérimentalement stimulée de la galle lenticulaire de *Neuroterus quercus baccarum* L. *C. R. Acad. Sc.*, **255**, p. 1643-1645.

SCHWARTZ (D.), 1960. — Genetic studies on mutant enzymes in maize : Synthesis of hybrid enzymes by heterozygotes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.*, **46**, p. 1210-1215.

Sellier (R.) et Barbotin (F.), 1947. — Contribution à l'étude du gynandromorphisme chez les Hyménoptères. Etude de huit cas simultanés de gynandromorphisme chez *Biorhiza pallida* Ol. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 11e sér., **9**, p. 13-26.

Sinnott (E. W.), 1960. — *Plant morphogenesis.* Mac Graw-Hill, édit., New-York.

Tavarès (J. da Silva), 1902. — As Zoocecidias Portuguezas. *Broteria,* Zool., Ser., **1**, p. 3-48. — 1918. Espècies novas de Cynipides e Cecidomyias da Peninsula Ibérica e descripçâo de algumas ja conhecidas II Serie. *Ibidem,* **16**, p. 130-142 et pl. II, in vol. **17**. — 1928. Os Cynipides da Peninsula Iberica. *Ibidem,* **25**, p. 11-152, 2 pl. — 1930. Os Cynipides da Peninsula Iberica. *Ibidem,* **26**, p. 25-53.

Vandel (A.), 1931. — *La parthénogenèse,* Doin, édit., Paris.

Wachtl (F. A.), 1882. — Beitraege zur Kenntniss der Biologie, Systematik und Synonymie der Insekten. *Wien. Ent. Zeit.*, **1**, p. 294-298.

Weidner (H.), 1960. — Die Cynipidengallen des westlichen Nord-deutschlands und ihre Bewohner. *Abh. naturw. Ver.*, Bremen, **35**, p. 477-548, Ta. 7.

Weld (L. H.), 1952. — *Cynipoidea* 1905-1950 (Privately printed), p. 1-351.

Whiting (A. R.), 1961. — Genetics of *Habrobracon. Advances in Genetics,* **10**, p. 295-343.

Whiting (P. W.), 1940. — Multiple alleles in sex determination of *Habrobracon. J. Morphol.*, **66**, p. 365-382. — 1943. Multiple alleles in complementary sex determination of *Habrobracon. Genetics,* **28**, p. 365-382.

LÉGENDES DES PLANCHES HORS TEXTE

PLANCHE I

A. — *Aylax minor*, ponte.

B. — *Aulacidea pilosellae*, ponte.

C. — *Aulacidea pilosellae*, Galles sur *Hieracium pilosella*, en octobre :

1 —→ galles vides (génération d'été).

2 —→ galles jeunes (génération d'hiver).

D. — *Diastrophus rubi*, accouplement.

PLANCHE II

Espèces du genre *Xestophanes* en ponte sur *Potentilla*.

A. — *X. potentillae* (Prague, = Sp) sur jeune feuille de *P. reptans*.

B. — *X. potentillae* (La Rochelle, = R_L) sur racine de *P. reptans*.

C. — *X. brevitarsis* sur tige de *P. tormentilla*.

D. — *X. potentillae* (Dinard, = R_B) sur collet de *P. reptans*.

PLANCHE III

Le cycle hétérogonique de *Pediaspis aceris* sur *Acer monspessulanum*.

A. — *P. sorbi* (f. a.), ♀ en ponte sur bourgeon en développement. —→ B. — *P. aceris* (f. s.), galles sur feuille.

↑ ↓

D. — *P. sorbi* (f. a.), galles sur racines, produites par une seule ♀. ←— C. — *P. aceris* (f. s.), ♀ en ponte sur radicelle.

PLANCHE IV

Cynipides hétérogoniques en ponte sur chênes.

A. — *Andricus radicis* sur rameau d'été.

B. — *Andricus giraudianus* sur bourgeon florifère.

C. — *Biorhiza pallida* (f. s.) sur racine.

D. — *Biorhiza aptera* (f. a.) sur bourgeon végétatif.

E. — *Andricus barbotini* (= Z, = W) (= *A. albopunctatus* f. s.) sur très jeune bourgeon.

F. — *Neuroterus Schlechtendali* (f. a.) sur bourgeon végétatif.

PLANCHE V

A. — *Andricus quadrilineatus* en ponte sur bourgeon florifère.

B. — *Andricus*, hybride ♀ (f. s.) *(circulans × vanheurni)* en ponte sur bourgeon en développement.

C. — Galles de formes sexuées sur *Quercus cerris*.

1. *Andricus circulans* (= *kollari* f. s.)

2. Hybride.

3. *Andricus vanheurni* (= *lignicolus* f. s.).

MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris

Divers *Aulacini*.

Masson et Cie

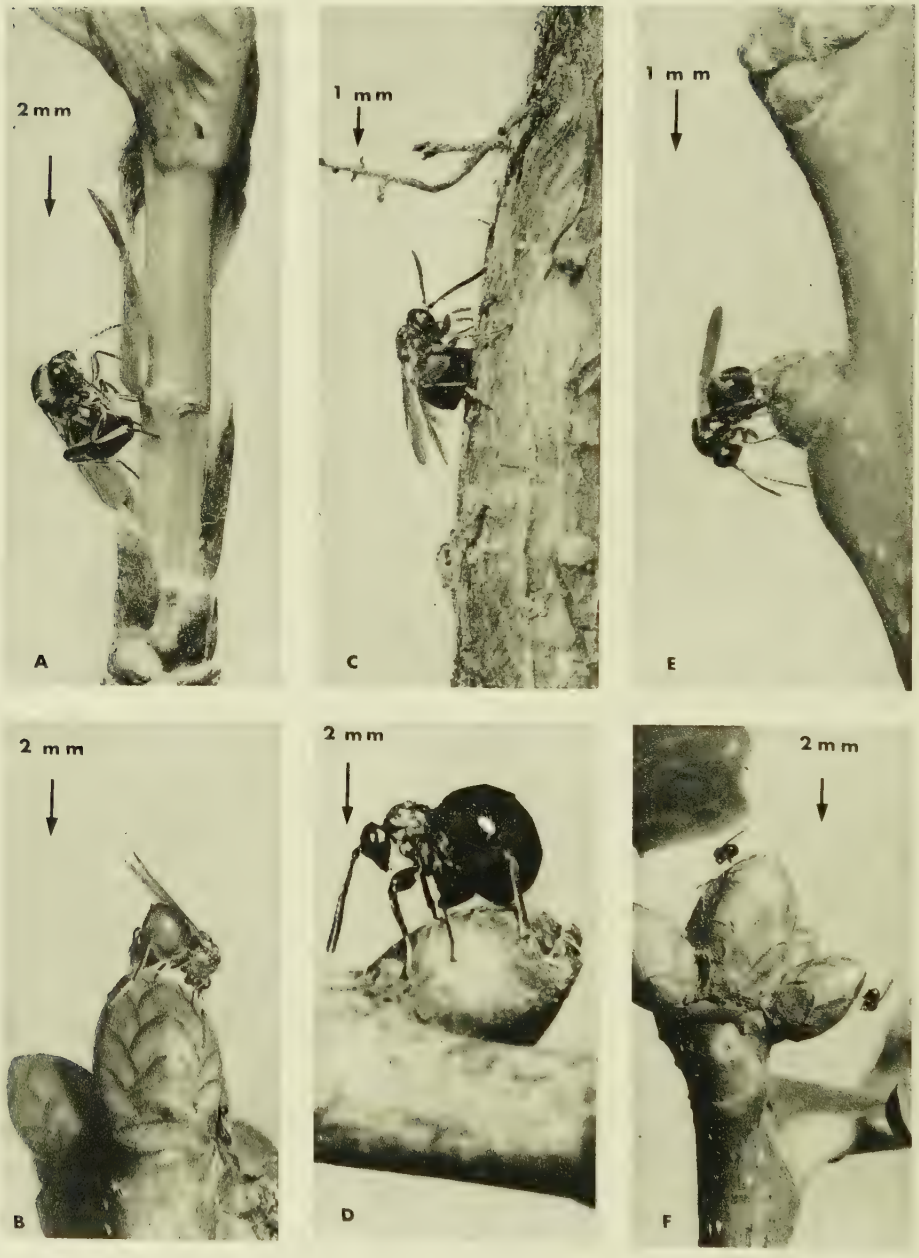
Phototypie Brunissen - Paris

Xestophanes pondant sur *Potentilla*.

MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris

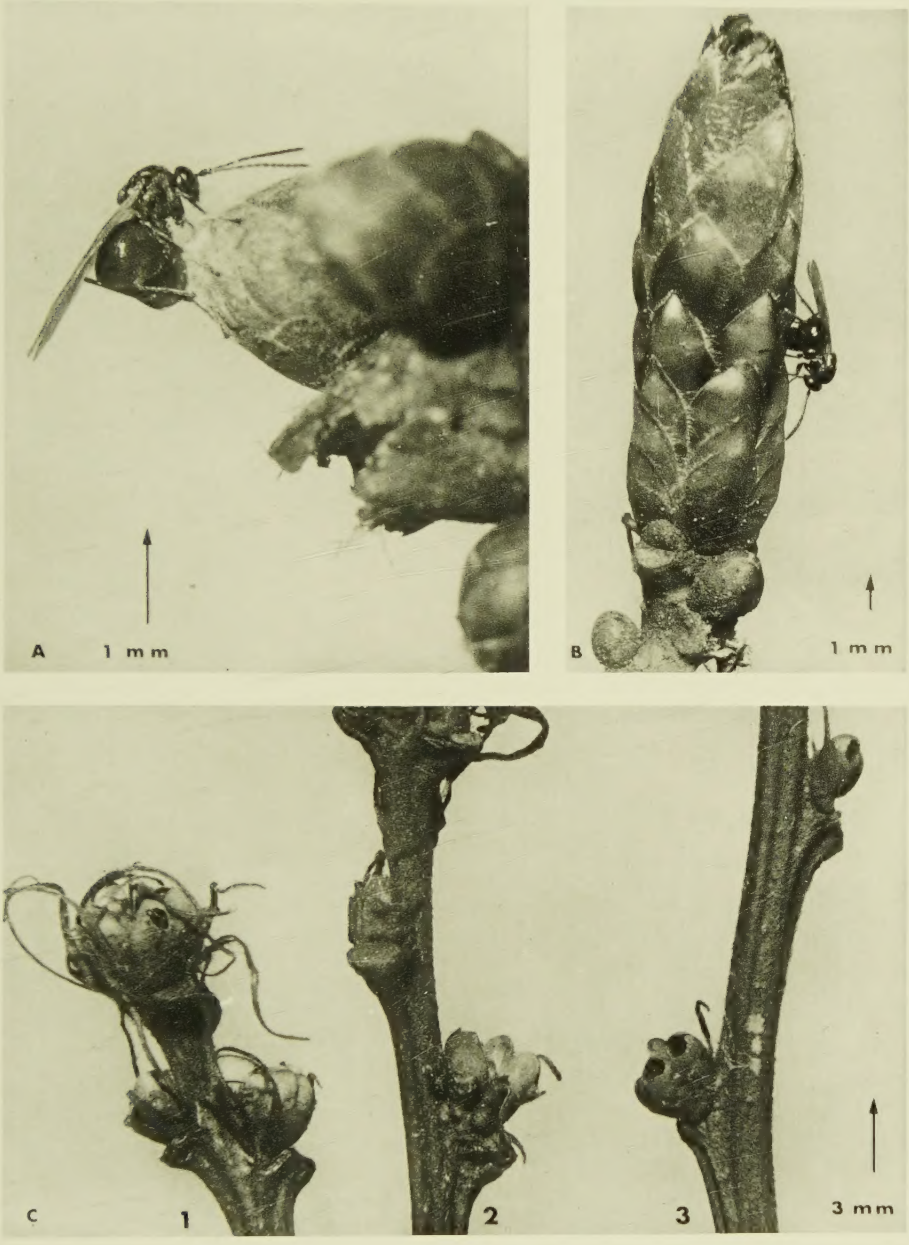
Pediaspis aceris sur *Acer monspessulanum*.



MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris

Cynipides hétérogoniques.



MASSON ET Cie

Phototypie Brunissen - Paris

Cynipides hétérogoniques.

Soulisse et Cassegrain, Imp., Niort. Dépôt légal : 4e trim. 1964. N° d'ordre : 648.
Masson et Cie, Edit., Paris. Dépôt légal : 4e trim. 1964. N° d'ordre : 4131.
(Printed in France.)